新世纪高职高专教改项目成果教材

植物与植物生理

王衍安　龚维红　主编

刘慧敏　副主编

高等教育出版社

内容简介

植物与植物生理是生物类各相关专业必修的一门专业基础课。本书编者通过职业岗位群技能与能力需求分析和相关课程分析，立足“必需、够用为度”的原则，参考国内外同类教材结构框架，将植物生理与植物解剖结构的相关内容有机融合，体现了植物结构与功能、生长发育与环境的统一性，突出应用及与专业培养目标的有机结合。全书包括绪论和十一章正文，分别属于植物细胞与组织、植物的生理代谢、植物的生长发育与调控和植物环境生理与抗逆栽培等四个部分。

本书可用作高等职业技术院校生物类或植物生产类相关专业的植物与植物生理教材，也可供中等专业学校师生、农业技术人员和成人教育院校师生参考。

图书在版编目（CIP）数据

植物与植物生理／王衍安，龚维红主编. —北京：高等教育出版社，2004.11
ISBN 7-04-015763-2

Ⅰ.植… Ⅱ.①王… ②龚… Ⅲ.①植物学—高等学校：技术学校—教材②植物生理学—高等学校：技术学校—教材 Ⅳ.Q94

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2004）第 109564 号

策划编辑 梁 琦 责任编辑 张晓晶 封面设计 王 睢 责任绘图 朱 静
版式设计 范晓红 责任校对 尤 静 责任印制

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街 4 号
邮政编码 100011
总 机 010-58581000

购书热线 010-64054588
免费咨询 800-810-0598
网 址 http://www.hep.edu.cn
http://www.hep.com.cn

经 销 新华书店北京发行所
印 刷

开 本 787×1092 1/16
印 张 20.5
字 数 500000

版 次 年 月第 1 版
印 次 年 月第 次印刷
定 价 25.70 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。
版权所有 侵权必究
物料号 15763-00

出 版 说 明

为认真贯彻《中共中央国务院关于深化教育改革全面推进素质教育的决定》和《面向21世纪教育振兴行动计划》，研究高职高专教育跨世纪发展战略和改革措施，整体推进高职高专教学改革，教育部决定组织实施《新世纪高职高专教育人才培养模式和教学内容体系改革与建设项目计划》（教高[2000]3号，以下简称《计划》）。《计划》的目标是："经过五年的努力，初步形成适应社会主义现代化建设需要的具有中国特色的高职高专教育人才培养模式和教学内容体系。"《计划》的研究项目涉及高职高专教育的地位、作用、性质、培养目标、培养模式、教学内容与课程体系、教学方法与手段、教学管理等诸多方面，重点是人才培养模式的改革和教学内容体系的改革，先导是教育思想的改革和教育观念的转变。与此同时，为了贯彻落实《教育部关于加强高职高专教育人才培养工作的意见》（教高[2000]2号）的精神，教育部高等教育司决定从2000年起，在全国各省市的高等职业学校、高等专科学校、成人高等学校以及本科院校的职业技术学院（以下简称高职高专院校）中广泛开展专业教学改革试点工作，目标是：在全国高职高专院校中，遴选若干专业点，进行以提高人才培养质量为目的、人才培养模式改革与创新为主题的专业教学改革试点，经过几年的努力，力争在全国建成一批特色鲜明、在国内同类教育中具有带头作用的示范专业，推动高职高专教育的改革与发展。

教育部《计划》和专业试点等新世纪高职高专教改项目工作开展以来，各有关高职高专院校投入了大量的人力、物力和财力，在高职高专教育人才培养目标、人才培养模式以及专业设置、课程改革等方面做了大量的研究、探索和实践，取得了不少成果。为使这些教改项目成果能够得以固化并更好地推广，从而总体上提高高职高专教育人才培养的质量，我们组织了有关高职高专院校进行了多次研讨，并从中遴选出了一些较为成熟的成果，组织编写了一批"新世纪高职高专教改项目成果"教材。这些教材结合教改项目成果，反映了最新的教学改革方向，很值得广大高职高专院校借鉴。

新世纪高职高专教改项目成果教材适用于高等职业学校、高等专科学校、成人高校及本科院校举办的二级职业技术学院、继续教育学院和民办高校使用。

高等教育出版社

2002年11月30日

前　言

植物与植物生理是生命科学的基础学科之一，是各类高职高专院校中与生物学相关的专业必修的一门专业基础课。

传统的植物与植物生理按不同的研究领域分为植物形态解剖学、植物生理学和植物分类学等不同学科或模块，在教材编写结构上各部分彼此独立，在内容上又存在不同程度的交叉重复或不衔接，同时与现有中学生物学教材也存在较多重复，与后续专业课程和专业培养目标也存在一定的脱节现象。鉴于此，编者多年来在高职高专“植物与植物生理”课程教学改革研究与应用的基础上，通过职业岗位群所需技能与能力分析和相关课程间知识结构与关系分析，立足理论教学“必需、够用为度”的原则，突出实践教学和应用。编写组在反复斟酌、讨论的基础上，确定了本书编写原则和大纲：将植物生理学的内容和植物解剖结构的相关内容有机融合，如由叶的发育和结构到光合作用和水分从叶面蒸腾散失，由根、茎的发育和结构到植物体内水分和无机营养的吸收与运输分配等，充分体现植物结构与功能的统一和植物生长发育及其生理代谢与外界环境的统一这两条重要的生物学原理；将植物形态与植物分类融合，并编入与理论教材配套的实训教程，以突出其应用性和可操作性。

参加本教材编写的人员均为全国各相关院校长期从事职业技术教育教学改革研究的一线骨干教师，对编写内容分工基本上是结合各人相对专长的研究领域进行的，以保证教材内容能尽可能充分反映相关领域的最新研究进展。本教材分绪论十一章正文，绪论和第三、四、六、九章由王衍安（山东农业大学职业技术学院）编写，第一、二章由龚维红（苏州农业职业技术学院）编写，第五、七章由朱爱林（山东农业大学职业技术学院）编写，第八章由刘慧敏（湖南永州职业技术学院）编写，第十章由邓玲娇（广西农业职业技术学院）编写，第十一章由张友朋（山东农业大学职业技术学院）编写。初稿完成后，先在编写人员间相互交叉审阅，在避免不同章节内容重复或遗漏的同时，也对书稿做了初步校正，然后由王衍安、张友朋统稿，张友朋负责全书插图编绘和文字排版，最后经李德全教授审定全稿。

本教材的编写得到高等教育出版社和山东农业大学教务处的关心和指导，同时也得到各编写人员所在单位领导和师生的关心和帮助，在此一并表示感谢。编者对教材中所引用的许多国内外教材、专著及科技期刊的大量资料和图片均尽最大可能一一做了标注，如有遗漏和错误敬请见谅。

本教材力求突出以下特点：

1. 突出高职高专特色

理论以必需、够用为度，做到解释基本概念，讲清基本理论，紧扣专业需求，理论联系实际，突出知识应用，突出技能与能力培养，在教材结构、体例和编写风格上按培养应用型人才的特点，不

过分强调内容的系统性。

2 注重与专业培养目标和后续专业课程的有机结合

作为专业基础课教材,根据生物类职业岗位群人才培养目标对本课程的知识和能力要求以及学习这些知识必备的基础知识,通过“精简、融合、重组、增设”等途径,调整和更新教学内容,注意与其他相关学科的衔接,减少交叉重复,根据知识点间的联系,构建教材结构体系。

3 从学生实际出发,突出适用性

针对高职高专生源差异和不同专业培养目标的不同,精选基本教学内容,理论讲解删除假设推论,减少原理论证,增加实例分析,突出理论应用,对部分机制性或实用技术内容增设阅读材料,增强可读性和趣味性,以满足不同院校教学之需。

4 深入浅出,重点突出

教材在内容丰富充实的基础上,以深入浅出,表述精练,突出重点,举例翔实而不繁杂,通俗易懂,便于教学,篇幅适当 (理论教学每学时不超过 4000 字) 为目标,同时也为相关专业的从业人员自学提供方便。

5 强调启发性

每一章附有教学目标要求、小结、重要概念和复习思考题,便于学生把握教材主要知识点和能力点等核心内容,突出应用性,强调启发性。

本教材的结构模式在国内同类教材中尚不多见,同时本学科领域的研究成果浩如烟海,日新月异,而编者水平有限,内容难免挂一漏万;此外,尽管我们在文字、图表等方面已十分仔细认真,但仍难免会有一些错误,敬请读者见谅。同时,也望读者能将对本书的意见和建议反馈给我们,以便本书再版时予以修改。

编 者

2004 年 7 月于山东农业大学

目　录

绪论 …… 1
一、植物与植物界 …… 1
二、植物与植物生理的概念及其研究内容 …… 2
三、植物与植物生理在生产实践中的应用 …… 3
四、植物与植物生理的学习方法 …… 5
复习思考题 …… 5
第一章　植物细胞和组织 …… 6
第一节　植物细胞结构 …… 6
一、细胞的基本概念 …… 6
二、植物细胞的形态和大小 …… 7
三、植物细胞基本结构 …… 7
第二节　原生质 …… 16
一、原生质的化学组成 …… 16
二、原生质的胶体特性 …… 18
第三节　植物细胞的分裂 …… 19
一、细胞周期 …… 19
二、有丝分裂 …… 19
三、减数分裂 …… 20
四、无丝分裂 …… 22
第四节　植物细胞催化系统——酶 …… 22
一、酶的概念 …… 22
二、酶的作用特点 …… 23
三、酶的化学组成 …… 24
四、酶的命名和分类 …… 25
五、影响酶促反应速率的因素 …… 27
六、同工酶 …… 29
第五节　植物的组织 …… 30
一、植物组织的概念 …… 30
二、植物组织的类型 …… 30
小结 …… 37
重要概念 …… 38
复习思考题 …… 38
主要参考文献 …… 39
第二章　植物的水分代谢 …… 40
第一节　水分在植物生命活动中的作用 …… 40
一、植物的含水量 …… 40
二、水在植物生活中的作用 …… 41
三、植物体内水分存在的状态 …… 41
第二节　植物细胞对水分的吸收 …… 42
一、水势 …… 42
二、渗透吸水 …… 42
三、吸涨吸水 …… 44
四、相邻细胞间水分的移动 …… 45
第三节　植物根系对水分的吸收 …… 45
一、根系吸水的部位 …… 45
二、根系吸水的途径与动力 …… 46
三、影响根系吸水的环境因素与调控 …… 50
第四节　植物体内水分的散失——蒸腾作用 …… 52
一、蒸腾作用的概念与生理意义 …… 52
二、蒸腾作用的方式 …… 52
阅读材料2-1 气孔运动机制 …… 55
三、蒸腾作用的指标 …… 55
四、影响蒸腾作用的内外因素与调节 …… 56
第五节　水在植物体内的运输 …… 58
一、水分运输的途径和速率 …… 58
二、水分运输的动力 …… 59
阅读材料2-2 水分运输的机制 …… 59
第六节　合理灌溉的生理基础 …… 60
一、作物的水分平衡 …… 60
二、作物的需水规律 …… 60
三、合理灌溉增产的原因 …… 61
四、合理灌溉的指标 …… 61

阅读材料 2-3 节水灌溉与现代节水农业 …… 62
小结 …… 63
重要概念 …… 64
复习思考题 …… 64
主要参考文献 …… 65
第三章 植物的矿质营养与氮素同化 …… 66
第一节 植物必需的矿质元素 …… 66
一、植物体内的元素 …… 66
二、植物必需元素及其研究方法 …… 67
三、植物必需元素的生理作用及其失调症 … 70
四、有益元素的生理作用 …… 75
第二节 植物对矿质元素的吸收 …… 76
一、植物吸收矿质元素的区域 …… 76
二、根系吸收矿质元素的过程 …… 77
阅读材料 3-1 矿质元素的跨膜运输机制 …… 79
三、植物吸收矿质元素的特点 …… 81
四、影响根系吸收矿质元素的因素 …… 83
五、植物地上部分对矿质离子的吸收 …… 87
第三节 矿质元素在植物体内的运输和分配 …… 89
一、矿质元素运输的形式和途径 …… 89
二、矿质元素在植物体内的分配和再利用 … 89
第四节 植物的氮素同化与利用 …… 90
一、植物的氮源 …… 90
二、硝酸盐的还原 …… 91
三、铵态氮的同化 …… 92
四、生物固氮 …… 92
阅读材料 3-2 根瘤和菌根 …… 93
第五节 合理施肥的生理基础 …… 95
一、合理施肥增产的原因 …… 95
二、植物的需肥规律 …… 96
三、合理施肥的指标 …… 98
四、提高肥效的途径 …… 99
阅读材料 3-3 无土栽培 …… 99
小结 …… 102
重要概念 …… 103
复习思考题 …… 103
主要参考文献 …… 104
第四章 植物的光合作用 …… 105
第一节 光合作用及其重要意义 …… 105
一、光合作用的概念 …… 105
二、光合作用的重要意义 …… 105
第二节 进行光合作用的细胞器——叶绿体及叶绿体色素 …… 106
一、叶绿体色素及其性质 …… 107
二、叶绿素的形成及其影响因素 …… 110
第三节 光合作用过程概述 …… 111
一、光反应过程 …… 111
二、光合碳同化(暗反应) …… 114
三、光呼吸 …… 117
四、C_3、C_4 与 CAM 植物的光合特征 …… 118
五、光合作用的产物 …… 119
第四节 影响光合作用的因素 …… 120
一、光合作用的主要生理指标 …… 120
二、影响光合作用的内部条件 …… 121
三、环境因子对光合作用的影响 …… 122
四、光合速率的昼夜变化和季节变化 …… 127
第五节 光合作用与作物产量 …… 129
一、作物对光能的利用 …… 129
二、改善光合性能是提高作物产量的根本途径 …… 130
阅读材料 4-1 作物合理的群体结构应具备的标准 …… 131
小结 …… 133
重要概念 …… 133
复习思考题 …… 134
主要参考文献 …… 134
第五章 植物的呼吸作用 …… 136
第一节 呼吸作用的概念及生理意义 … 136
一、呼吸作用的概念 …… 136
二、呼吸作用的生理意义 …… 137
第二节 高等植物的呼吸系统 …… 138
一、有氧呼吸的重要途径——糖酵解-三羧酸循环途径 …… 139
二、戊糖磷酸途径(PPP) …… 141
三、电子传递与氧化磷酸化 …… 143
四、光合作用与呼吸作用的关系 …… 143
第三节 影响呼吸作用的因素 …… 145
一、呼吸作用的生理指标 …… 145
二、内部因素对呼吸作用的影响 …… 146

三、外界条件对呼吸作用的影响 …… 147
第四节　呼吸作用与农业生产 …… 149
一、呼吸作用与作物栽培 …… 149
二、呼吸作用与种子贮藏 …… 149
三、呼吸作用与果蔬贮藏 …… 150
四、呼吸作用与鲜切花保鲜 …… 152
小结 …… 152
重要概念 …… 153
复习思考题 …… 153
主要参考文献 …… 153
第六章　植物体内有机物质的运输与分配 …… 154
第一节　有机物质的运输 …… 154
一、有机物质运输的途径与形式 …… 154
二、有机物质运输的方向与度量 …… 156
阅读材料6-1 有机物质运输的动力 …… 158
第二节　有机物质的分配与调控 …… 160
一、源-库单位 …… 160
二、有机物质的分配规律 …… 161
阅读材料6-2 多年生植物同化产物的周年分配 …… 162
三、有机物质的运输分配与作物产量和品质 …… 165
小结 …… 166
重要概念 …… 167
复习思考题 …… 167
主要参考文献 …… 168
第七章　植物生长物质 …… 169
第一节　生长素类 …… 170
一、生长素的种类 …… 170
二、生长素的分布、运输与合成 …… 170
三、生长素的生理作用与应用 …… 171
第二节　赤霉素类 …… 174
一、赤霉素的种类和化学结构 …… 174
二、赤霉素的分布、合成及运输 …… 174
三、赤霉素的生理作用与应用 …… 175
第三节　细胞分裂素类 …… 177
一、细胞分裂素的种类 …… 177
二、细胞分裂素的分布、合成与运输 …… 177
三、细胞分裂素的生理作用与应用 …… 178
第四节　脱落酸 …… 179
一、脱落酸的分布、合成与运输 …… 179
二、脱落酸的生理作用与应用 …… 180
第五节　乙烯 …… 182
一、乙烯与乙烯发生剂 …… 182
二、乙烯的分布、合成与运输 …… 182
三、乙烯的生理作用与应用 …… 183
第六节　植物激素间的相互作用 …… 184
一、激素间的相对含量对生理效应的影响 …… 184
二、激素间的增效作用与对抗作用 …… 185
三、激素间的代谢与植物生长发育 …… 186
四、多种植物激素调节植物生长发育的顺序性 …… 186
第七节　其他天然的植物生长物质 …… 187
一、油菜素内酯 …… 187
二、茉莉酸类 …… 187
三、多胺类 …… 188
第八节　植物生长抑制物质 …… 188
一、生长抑制剂 …… 188
二、生长延缓剂 …… 189
阅读材料7-1 除草剂 …… 189
第九节　植物生长调节剂的使用原理与技术 …… 190
一、影响植物生长调节剂使用效果的因素 …… 190
二、植物生长调节剂的合理应用 …… 191
阅读材料7-2 植物生长调节剂在农业上的应用 …… 193
小结 …… 194
重要概念 …… 195
复习思考题 …… 195
主要参考文献 …… 195
第八章　植物的生长和运动 …… 196
第一节　植物的休眠与种子萌发 …… 197
一、植物的休眠 …… 197
阅读材料8-1 种子休眠解除的方法 …… 198
阅读材料8-2 芽休眠的调控方法 …… 200
二、种子的萌发 …… 201
第二节　植物的生长发育 …… 209

一、根的生长分化 …… 209
二、茎的生长分化 …… 210
三、叶的生长分化 …… 213
四、高等植物生长发育的特点 …… 214
阅读材料 8-3 植物的组织培养 …… 216
第三节 植物生长的相关性 …… 218
一、地上部分与地下部分的相关性 …… 218
二、主茎与分枝、主根与侧根的相关性 …… 220
三、营养生长与生殖生长的相关性 …… 221
第四节 影响植物生长的环境因素及其调控 …… 222
一、温度 …… 222
二、光 …… 223
三、水分 …… 224
四、矿质元素 …… 224
五、植物激素 …… 225
六、机械刺激 …… 225
第五节 植物的运动 …… 225
一、向性运动 …… 226
二、感性运动 …… 227
三、生物钟 …… 228
小结 …… 228
重要概念 …… 229
复习思考题 …… 229
主要参考文献 …… 230
第九章 植物的成花与花期调控 …… 231
第一节 幼年期与花熟状态 …… 231
一、幼年期 …… 231
二、缩短幼年期的途径 …… 233
第二节 春化作用与成花诱导 …… 233
一、春化作用的条件 …… 233
二、春化作用感受时期、部位和传递 …… 235
三、春化作用的生理变化 …… 235
四、春化作用的应用 …… 236
第三节 光周期与成花诱导 …… 236
一、植物成花的光周期反应类型 …… 237
二、光周期诱导 …… 238
三、光周期理论的应用 …… 243
第四节 营养条件与成花诱导 …… 244
第五节 植物激素与成花诱导 …… 245
第六节 花器官的形成与性别分化 …… 245
一、生长锥分化时的形态及生理变化 …… 245
二、影响花芽分化的条件 …… 246
阅读材料 9-1 木本植物花芽形态建成的类型 …… 248
三、植物的性别分化 …… 249
阅读材料 9-2 开花生理 …… 250
第七节 草本与木本植物成花的比较与花期控制 …… 252
一、草本植物 …… 252
二、木本植物 …… 254
小结 …… 255
重要概念 …… 256
复习思考题 …… 256
主要参考文献 …… 256
第十章 植物的成熟与衰老 …… 258
第一节 授粉与受精 …… 258
一、花粉粒和胚囊的发育 …… 258
阅读材料 10-1 减数分裂时间判断 …… 259
阅读材料 10-2 花粉的化学组成 …… 262
二、传粉 …… 264
三、受精 …… 265
阅读材料 10-3 受精的调控 …… 267
四、受精后的变化 …… 268
第二节 种子的发育与成熟 …… 274
一、种子成熟时的生理生化变化 …… 274
二、外界条件对种子成熟过程和化学成分的影响 …… 276
第三节 果实的生长发育和成熟 …… 277
一、果实的生长 …… 277
二、果实成熟时的变化 …… 279
第四节 植物的衰老和器官脱落 …… 282
一、植物的衰老和控制 …… 282
二、器官的脱落和调节 …… 285
小结 …… 288
重要概念 …… 289
复习思考题 …… 289
主要参考文献 …… 289
第十一章 植物的环境生理与抗逆栽培 … 291
第一节 逆境与植物对逆境的适应性 … 291

一、逆境的概念和种类 …… 291
二、植物对逆境的反应 …… 291
三、逆境对植物代谢的影响 …… 293
第二节　低温伤害与植物的抗寒性 …… 293
一、低温对植物的影响 …… 293
阅读材料 11-1 逆境胁迫下的两个重要假说 …… 294
二、植物抗寒性的生理基础 …… 296
三、提高植物抗寒性的途径 …… 297
第三节　热害与植物的抗热性 …… 297
一、热害 …… 297
二、高温对植物的危害 …… 298
三、植物抗热性的机制 …… 300
四、提高植物抗热性的途径 …… 301
第四节　旱害与植物的抗旱性 …… 301
一、旱害及类型 …… 302
二、植物体内水分亏缺的度量 …… 302
三、干旱对植物的危害 …… 302
四、植物的抗旱性 …… 303
五、提高抗旱性的途径 …… 305
第五节　涝害与植物的抗涝性 …… 306
一、湿害 …… 306
二、涝害 …… 306
三、植物的抗涝性 …… 307
第六节　盐害与植物的抗盐性 …… 307
一、盐分过多对植物的危害 …… 308
二、植物的抗盐途径 …… 308
三、抗盐植物 …… 309
四、提高植物抗盐性的措施 …… 309
阅读材料 11-2 几种常见耐盐树种 …… 310
第七节　环境污染与植物生产 …… 311
一、大气污染 …… 311
二、水污染 …… 312
三、土壤污染 …… 313
阅读材料 11-3 植物在环境保护中的作用 …… 313
四、提高植物抗污染性的途径 …… 315
第八节　渗透调节与交叉适应 …… 316
小结 …… 316
重要概念 …… 317
复习思考题 …… 317
主要参考文献 …… 318

绪　论

教学目标要求

理论目标：

1　了解植物的基本特征及植物的多样性。

2　了解植物与植物生理的概念及其任务和主要研究的内容。

3　了解植物与植物生理对农业生产的指导作用和发展趋势。

4　了解学习植物与植物生理的目标要求与方法。

一、植物与植物界

地球上自生命发生以来，经历了几十亿年漫长的发展和进化过程，目前已发现约有200万种生物。其中，植物的总数达50余万种，但是绝大多数植物仍具有区别于其他生物的共同的基本特征：① 植物细胞有细胞壁，初生壁主要由纤维素和半纤维素构成，具有比较稳定的形态；② 能进行光合作用，进行自养生活，是地球上几乎一切有机物质的原初生产者和大气中氧气的提供者；③ 陆生植物扎根土壤中，对于外界环境的变化一般不能迅速做出反应，趋利避害的余地很小，往往只在形态上演化出对不良环境很强的耐性与抗性等适应性变化；④ 生长没有定限，大多数植物从胚胎发生到植物体成熟的过程中，由于有分生组织的存在，能不断产生新的植物体部分或新器官；⑤ 体细胞具有全能性，在适宜的条件下，一个体细胞经过生长和分化，就可成为一个完整的植株。植物上述形态结构、营养方式、生活习性、生命周期以及植物种类和区域分布等特征是植物在不同的环境中生长，植物有机体与环境长期相互作用，通过遗传和变异，适应和自然选择而形成的，在进化地位越高的植物类群中，越明显。在种族延续上都保持了相对稳定的基因遗传以及变异带来的生物多样性。但所有植物根据它们的进化程度都可划分为有根、茎、叶分化的高等植物或无根、茎、叶分化的低等植物两大类。

植物界的划分　18世纪瑞典的林奈(Carolus Linnaeus)将生物分为动物界和植物界，后者包括藻类植物、菌类植物、地衣植物、苔藓植物、蕨类植物和种子植物六大类群，这种两界系统至今仍被沿用。随着对自然界认识水平的不断提高，人们对植物界的划分范围提出了不同见解。本书仍采用被广泛接受的两界系统。

植物界中，高等植物达25万种，其中以种子植物种类最多，形态结构最为复杂，且与人类活动关系最为密切。所有农作物、树木和许多经济植物都是种子植物。我国的植物资源十分丰富，

仅种子植物就有3万种以上,占世界高等植物的1/10,几乎可以看到北半球各种类型的植物群,其中人类栽培的、具有较大经济意义的大约有2000多种。我国东北的原始森林地区,茫茫林海,遍地千里,拥有红松、水曲柳、胡杨、桦木、椴树及落叶松等重要的绿色植物资源,是我国主要的木材供应基地、中草药供应基地和林副产品基地;我国南部热带、亚热带地区,气候温暖,雨水充沛,适于许多植物生长繁殖,有橡胶、椰子、香蕉、荔枝、龙眼及菠萝等多种经济植物种植;我国台湾省以盛产香樟著称,曾经达到全世界樟脑产量的80%以上;广阔的亚热带地区,是全国水稻商品粮重要生产基地;川南、桂北山上有100万年前残存的银杉;西南高山地区是有名的天然高山花园,冷杉、高山栗、铁杉及樟树都是原始森林地区的重要资源;江南水乡,雨量充沛,环境温和,盛产各种农副产品和油桐、马尾松、油茶、漆树、八角、龙眼、荔枝、乌桕、棕榈、毛竹及柑橘等特种经济树种;华北地区和辽东半岛是全国小麦、棉花、杂粮的重要产区,还盛产苹果、梨、枣等多种经济作物;东北平原、内蒙古高原地区除有大面积的豆科、禾本科大草原外,还种有青稞、荞麦等作物;西北地区,尤其是新疆,既是我国优质长绒棉生产基地,还是葡萄、西瓜和哈密瓜等优质果品生产基地。

二、植物与植物生理的概念及其研究内容

植物与植物生理是从细胞、组织、器官到整体水平等不同层次上,揭示植物的结构与功能、生理与代谢、生长与发育、分布及其与环境的相互关系等规律的科学,它的研究对象是整个植物界。它的基本任务是认识和揭示植物界所存在的各种层次的生命活动的客观规律,广泛应用植物科学理论和方法解决在各种环境条件下,植物生命活动的规律和与之相适应的形态结构特点及其调节控制,为高产、优质、高效和可持续发展现代农业生产提供理论依据和措施,为改良和培育作物新品种提供理论基础和技术指标,为控制植物生长发育、保存植物产品提供有效的方法,研究

植物在逆境条件下生存并获得一定产量的生理机制,同时还要进行植物的种类、区系和应用价值的调查、鉴定、分类和综合,合理利用光、气、水、土资源,维护生态平衡。因此,植物与植物生理由基础理论研究、应用基础研究和基本资料调查三方面的内容组成。

与之相关的传统植物科学按不同的研究领域分设出若干分支学科,如植物形态解剖学、植物生理学、植物分类学等。其中植物形态解剖学主要研究植物的形态结构在个体发育和系统发生中的建成过程和形成规律;植物生理学重点研究植物生命活动及其规律性,内容包括植物体内的物质代谢和能量代谢、植物的生长发育、植物对环境条件的反应等;植物分类学研究植物种类的鉴定、植物之间的亲缘关系以及植物界的自然系统。植物与植物生理将植物生理的内容和植物解剖结构的相关内容有机融合,如由叶的发育和结构到光合作用和水分从叶面蒸腾散失,由根、茎的发育和结构到植物体内水分和无机营养的吸收与运输分配等,充分体现植物结构与功能的统一性和植物生长发育及其生理代谢与外界环境的统一这两条重要的生物学原理。

三、植物与植物生理在生产实践中的应用

植物与植物生理既是一门重要的基础理论学科,也是一门实践性很强的学科,是合理农业的理论基础,在植物生产、生态环境保护、资源合理利用、植物产品的贮藏保鲜与加工和医药工业等许多产业和行业有着重要应用。21 世纪人类面临着一系列亟待解决的问题,尤其以人口与健康、粮食、能源、环境与资源等问题最为突出,而这些问题的解决几乎无一不与植物与植物生理密切相关。

(一) 作物产量形成与高产栽培

光合作用的研究是植物与植物生理最活跃的领域之一,因为光合作用过程是地球上唯一的大规模合成有机物质并贮藏能量的过程。20 世纪中叶,以有机物质积累和运转以及群体光能利用和分配研究为基础,培育了矮化型、株型紧凑的作物品种,实现了“绿色革命”,合理整形修剪,优化了株型结构,并实现了合理密植和多熟栽培的栽培模式,使作物大幅度增产,在解决粮食问题和能源问题及可持续发展方面,均发挥了巨大作用。

(二) 合理施肥与无土栽培

矿质营养的研究促成了化肥的大量生产和施用,并为合理施肥和营养诊断奠定了基础,为提高作物产量做出了突出贡献,但是长期使用化肥又带来了环境污染、能源消耗和食品中化学物质残留等负面影响,植物营养生理与分子遗传学的研究将逐步阐明植物吸收利用各种矿质营养元素的分子机制,挖掘植物吸收利用矿质元素的遗传潜能,培育能在低浓度营养元素条件下高效利用植物资源或耐低浓度营养胁迫并能正常生长发育的作物或苗木新品种,为资源节约型可持续发展做出积极贡献。矿质营养研究还提供了无土栽培新方法,使园艺实现了工厂化、自动化,在人口聚集,耕地少和沙漠地区以及环境条件特别恶劣的地区,无土栽培已成为一种切实可行的农业生产手段。这些都是植物营养生理的基本原理在农业生产应用上的新进展。

(三) 植物生长物质与化控农业

植物激素和人工合成的植物生长调节剂的研究和应用,使植物生长发育进入了化学调控时

代,为防止器官脱落,促进插枝生根,控制作物株型,调节器官分化,打破休眠,人工催熟,果蔬和切花贮藏保鲜及化学除草等提供了一系列有效措施,使植物的生长、发育、生殖可以按人类的需要进行,大幅度提高了农业生产的经济效益和植物的抗逆能力。有些已作为基本的农业措施固定下来,例如国外推广的免耕法就是以除草剂的使用为基础的。近几年还发现了许多新的植物激素并合成了大量的生长调节剂,与农药和化肥一起,已成为农业生产不可缺少的三大类物质。

(四) 植物生长发育与设施农业

20 世纪兴起的设施农业为人类在恶劣自然环境中生产所需农产品做出了重要贡献,例如以色列在沙漠中建立的设施农业保证了国民的农产品供应,而我国北方大部分地区自 20 世纪 80 年代以来的大面积蔬菜、果树种植大棚和花卉栽培温室保证了反季节蔬菜、果品和花卉的充足供应,并且已经成为北方某些地区作物生产的主导产业。设施农业的理论基础是作物的生长发育规律及其与环境相互关系,是用改变自然环境的措施,创造植物最适宜的生长条件,改善植物地上部和根际环境,从而实现增加作物产量、改善品质、延长生育期的目的。但是,目前的设施农业中也普遍存在一些亟待解决的问题,诸如低温或高温、弱光照、生理病害等,均与植物和植物生理密切相关。

(五) 环境生理与作物抗逆栽培

植物有适应各种逆境的较强遗传潜能,阐明植物适应旱、涝、盐、碱以及各种生物逆境的生理机制,将为选育抗逆作物品种,增强作物对逆境的适应性,在逆境条件下栽培农作物及扩大种植面积,开辟广阔的途径。

(六) 组织培养

该项技术已发展为器官培养、组织培养、细胞培养和原生质体培养,在理论上阐明了细胞的全能性,即一个细胞可发育为一个完整植株的能力;在应用上,用单倍体技术培育新品种,通过细胞融合技术实现远缘杂交,以"试管苗"的繁殖方法大量快速无性繁殖名、优、新、稀、特植物品种资源,在去除病毒、真菌和细菌等病害,保存种质资源,生产次生代谢物等方面均有广泛应用。随着组织培养技术的发展,一方面,在细胞分化理论上,将会取得新进展;另一方面,可利用此技术,大量繁殖绿色细胞或其他类型的细胞,不仅有可能生产某些特殊的物质,甚至可能生产人工培养的食物。

(七) 植物产品的贮藏与加工

呼吸生理和采后生理研究,为粮食种子贮藏及果品蔬菜和鲜切花保鲜技术的发展和完善提供了理论依据。在低温、干燥、缺氧等环境条件下保存谷物或在低温、缺氧和一定的空气湿度条件下保存蔬菜、水果或鲜切花,可有效地抑制植物组织、器官的呼吸作用,保证农产品贮藏时间的延长,显著减少果蔬、切花的损失,延长供应期和观赏期,有利于果蔬、花卉的流通。

此外,光合作用不仅制造有机物质为人类所利用,同时也降低了空气中的二氧化碳含量,削弱了温室效应;植物水分生理研究,为节水灌溉提供了理论基础和技术指标;任何一种高产、优质、抗逆性强、适应性广的新品种或新技术的产生,也都是建立在植物自身规律及植物与环境关系研究基础上的。

从植物与植物生理对植物生产的贡献可以看出,植物生理研究已有不少成果正在促进农业

新技术的发展,并使之得以应用、完善和推广,为高产、优质、高效和低耗可持续发展的农业生产系统提供了理论依据和技术措施,在农林业生产中占有极其重要的地位,是发展植物生产的重要支柱。

四、植物与植物生理的学习方法

植物与植物生理是一门内容丰富,理论性和实践性都很强的学科,与许多学科有密切关系。在学习过程中,既要具备化学、土壤学、气象学等相关学科的基础知识,又要做到在理解植物与植物生理的一般知识的基础上,对植物的形态结构、物质基础、系统发生和生长发育规律等方面做深入研究,充分把握植物生命活动的整体性(植物有各个器官的分化和各种功能的分工,但各器官、功能间相互协调,表现为全株植物生命活动的整体性)、植物和环境的统一性(植物维持生活和进行生长所需要的能量与物质取自周围环境,植物只有与外界不断地进行物质交换才能生活)、植物的变化发展性(植物遗传性是长期形成的,在历史的长河中又将不断适应、变异和进化,植物有其过去、现在和未来)和植物结构与机能、个体发育与系统发生以及理论与实践等的统一,掌握其实质,提高分析问题和解决问题的能力,达到学以致用的目的。

重视实验和生产实践　植物与植物生理是一门建立在实践基础上的学科,正确地观察现象,提出问题,分析问题,巧妙地设计实验,采用适当、先进的实验手段精确地进行操作,对实验结果做出合理的解释,这都是从事植物与植物生理等学科学习和研究所应有的素质,也正是体现一个人能力和基础之处,是当前大学生普遍存在的弱点,也是我们能力培养的重点。所以学习植物与植物生理必须重视实验和观察。只有通过实地调查,反复实践,细心观测,借助于物理的、化学的和生物学的方法,从植物局部到整体、从微观到宏观、从实验室到大田,对植物的各种生命活动进行分析综合,才能真正了解植物生命活动的规律并掌握植物生长发育的调控技术原理,最后应用这些规律和理论去指导生产,调控植物生长发育过程,为人类创造财富,推动农业生产力的发展。

在学习过程中,在课堂教学的基础上要充分挖掘自学能力,循序渐进并遵循以下要求:① 掌握知识,理解是关键,只有真正理解所学的内容,才能在将来的生产实践中运用自如;② 注意理论与实践相结合,增强感性认识;③ 扩大阅读面,多阅读专业期刊中的最新文献,充分利用国内外丰富的网络资源,注意在知识深度和广度上的积累;④ 注意分析、概括和总结,找出规律性的东西,这是学习和掌握知识的深化和浓缩,有利于更好地掌握所学的内容。

复习思考题

1　与其他生物相比较,植物有哪些基本特征?

2　植物与植物生理的研究内容和任务是什么?

3　植物与植物生理与生产实践的关系主要表现在哪些方面?举例说明植物与植物生理理论对生产实践的指导作用。

4　学习植物与植物生理课程应注意什么?

第一章　植物细胞和组织

教学目标要求

理论目标：

1　掌握植物细胞的主要结构和功能，包括细胞壁、细胞膜及主要细胞器的结构特点和生理机能，细胞有丝分裂和减数分裂的过程与特点，酶的概念及酶的催化特性，组织的概念及各类组织的分布、功能。

2　理解原生质的胶体性质，影响酶促反应的因素。

3　了解细胞的化学组成，酶的作用机制。

技能目标：

1　显微镜的操作、简易装片的制作、徒手切片、生物绘图。

2　认识植物细胞的结构，识别各种质体及细胞后含物。

3　掌握有丝分裂及减数分裂各期的主要特征。

4　认识植物各种组织的特征和分布。

第一节　植物细胞结构

一、细胞的基本概念

细胞是所有生物体结构和功能的基本单位（除病毒外）。一切生物有机体都是由细胞组成的，所不同的是单细胞生物体只由一个细胞构成，而高等植物体则由无数形态结构与功能不同的细胞组成。

细胞是一个独立有序的、并且能够进行自我调控的代谢与功能体系，尽管细胞的形态各有不同，但每一个生活的细胞都有各自完备的装置以满足自身生命活动的需要，植物体的各种功能都是以细胞为基本单位而完成的。

细胞还是植物体生长发育的基础，植物体的生长发育主要通过细胞分裂、细胞体积的增加和

细胞分化来实现。

细胞具有遗传的全能性，植物细胞的全能性是指植物细胞具有分化发育成完整植株的潜在能力，即无论是低等生物还是高等生物的细胞，无论是性细胞还是体细胞，在合适的条件下培养，均可诱导发育成完整的植物体。这种全能性现已为细胞组织培养所证实，并已成为一些作物、花卉等的快速繁殖手段应用于生产。

二、植物细胞的形态和大小

植物细胞的形状多种多样，常见的有球形、多面形、长筒形和纺锤形（如图 1-1）等，细胞的形状主要取决于它们本身执行的生理机能及其在植物体内所处的位置。例如种子植物根、茎顶端的分生组织细胞因排列紧密，彼此挤压，细胞呈多面体形，游离的细胞或生长在疏松组织中的细胞则呈球形、卵形或椭圆形，高等植物中起输导和支持作用的细胞则呈长筒形和梭形。

植物细胞通常很小，其直径一般为 10～100 μm，必须借助显微镜才能观察到，但也有少数巨大的细胞，用肉眼就能看到，例如西瓜的果肉细胞，直径可达 1 mm，棉花种子的表皮毛长可达 75 mm，蓖麻茎的纤维细胞最长可达 550 mm。

细胞体积越小，它的相对表面积就越大，细胞与外界的物质交换是通过表面进行的，小体积大表面有利于与外界进行物质、能量和信息的交换。

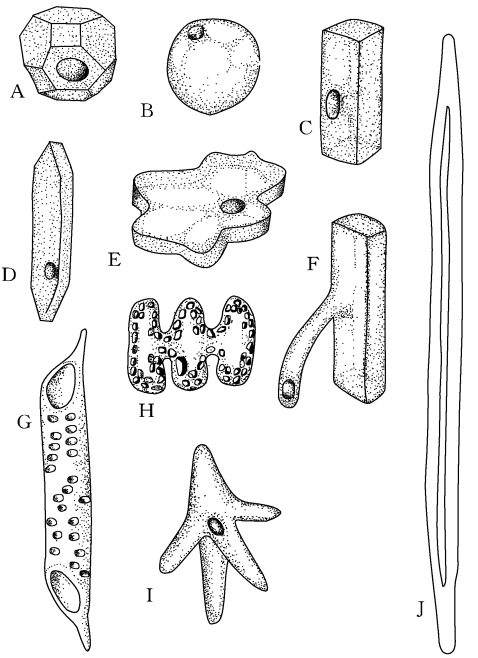


图 1-1　种子植物各种形状的细胞

A　十四面体状的细胞　B　球形的果肉细胞　C　长方形的木薄壁细胞　D　纺锤形细胞　E　扁平的表皮细胞　F　根毛细胞　G　管状的导管细胞　H　波状的小麦叶肉细胞　I　星状细胞　J　细长的纤维

三、植物细胞基本结构

植物细胞一般都由细胞壁和原生质体两大部分组成（如图 1-2）。

（一）细胞壁

细胞壁是具有一定弹性与硬度，包围于原生质体之外的复杂结构，是植物细胞所特有的。细胞壁的主要功能是支持和保护其中的原生质体，防止细胞因吸涨而破裂。在多细胞植物中，细胞壁能保持植物体的正常形态，同时，细胞壁还参与植物体吸收、分泌、蒸腾和细胞间运输等过程。

高等植物细胞壁的主要成分是多糖，包括纤维素、半纤维素和果胶质，此外，还含有少量具有

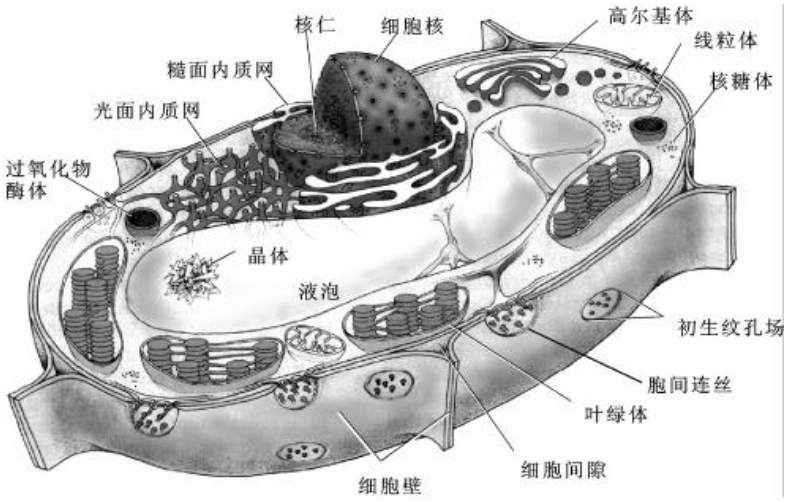


图 1-2　植物细胞结构图解

(引自 Raven 改绘)

生理活性的蛋白质。因执行功能不同,有些细胞壁还填入了其他的木质、角质和蜡质等。由于细胞壁形成时间、物质组成等方面的差异,在光学显微镜下由外而内可看到胞间层、初生壁和次生壁(有些细胞具备)(如图 1-3)。

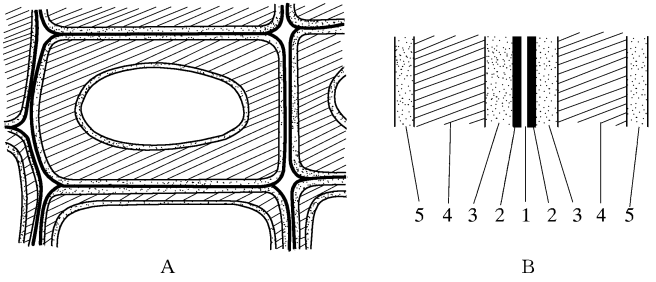


图 1-3　细胞壁的分层

A　松管胞的横切面,示细胞壁的分层结构　B　A 图的部分放大

1　胞间层　2　初生壁　3,4,5　次生壁的外、中、内三层

1　胞间层(中层)

胞间层位于相邻两细胞之间,主要成分为果胶质,能将相邻的细胞黏连在一起,同时又有一定的可塑性,能缓冲两细胞相互挤压又不致阻碍初生壁生长扩大表面面积。果胶质可被酸、碱和果胶酶溶解,使相邻细胞失去连接,而彼此分离。例如西瓜、西红柿、桃等果实成熟时会由硬变软,即由果胶质溶解使部分果肉细胞彼此分离引起。

2　初生壁

初生壁位于胞间层内侧，是在细胞生长过程中形成的，较薄，约1～3 μm厚，有较大的可塑性，可随细胞的生长而延展。有些植物细胞例如叶肉细胞、分生组织细胞等仅有初生壁。

构成初生壁的主要物质有纤维素、半纤维素和果胶质等。

3　次生壁

次生壁是在细胞生长停止以后，原生质体继续分泌壁物质沉积于初生壁内侧而形成的，一般较厚。但并不是每一细胞均具备次生壁，主要是在植物体中起输导、支持和保护作用的细胞才有。次生壁的主要成分除多糖外，还有木质素、木栓质、角质和蜡质等填充物，填充物的不同使壁的性质发生各种变化，常见的变化有：

⑴ 木质化　木质素填充到细胞壁内部的变化称木质化。木本植物根、茎内部许多起输导和支持作用的细胞，因填入木质素，硬度大为增加，从而加强了细胞的机械支持作用。

⑵ 角质化　角质化是细胞壁外覆角质的变化。角质是一种脂质化合物，它覆盖在叶片、幼茎的表面，可减少水分的蒸发，防止机械损伤和抵御某些微生物的入侵。

⑶ 栓质化　栓质化主要是由于木栓质渗入细胞壁而形成，通常发生在老根、老茎外侧细胞内，可使壁的透水、透气性降低，增强保护作用。

⑷ 矿质化　矿质化主要是由于细胞壁渗入矿质而形成，可增加组织结构的硬度，增强保护功能，主要在禾本科、莎草科的茎、叶的表皮细胞中存在。

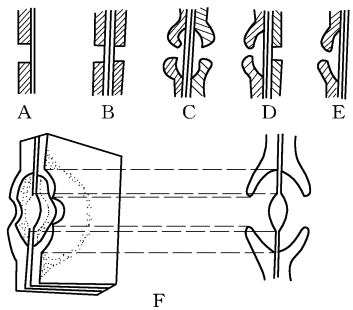


图1-4　纹孔的类型及纹孔对
A 单纹孔　B 单纹孔对　C 具缘纹孔对　D 半具缘纹孔对　E 具缘纹孔　F. 两个管胞相邻壁的一部分三维图解（引自 Fahn）

细胞壁的厚度往往是不均匀的，多处留有凹陷的区域，其内有许多胞间连丝穿过，这凹陷的区域即为纹孔。相邻细胞的纹孔常成对存在，称纹孔对。按结构特征，纹孔可分为单纹孔与具缘纹孔两类（如图1-4）。胞间连丝是连接相邻两细胞的原生质细丝，是细胞间物质和信息交流的直接通道。胞间连丝的存在使植物体各细胞的原生质体连成一个有机整体，称共质体，而共质体以外的部分例如细胞壁、细胞间隙、导管等则称为质外体，质外体是植物体内水分和无机盐运输的主要通道。

（二）原生质体

原生质体是细胞内有生命活性的部分，是进行各种代谢活动的场所，包括细胞膜、细胞质和细胞核。

1　质膜

质膜是指包围着原生质的一层界膜，相对细胞器的膜而言，质膜也称外周膜，外周膜和细胞器膜统称生物膜。生物膜主要由脂质和蛋白质构成，两者的比例，因膜的种类而不同，有很大的差别。对膜的结构研究有许多模型理论，其中得到广泛认同的是膜的流动镶嵌模型，该模型认为：生物膜结构是由液态的脂质双分子和蛋白质分子构成的，蛋白质分子镶嵌在类脂双分子层中，质膜外表还常含有糖类，形成糖脂和糖蛋白。生物膜具有流动性和不对称性的特点（如图1-5）。

生物膜具有重要的生理机能，主要如下：

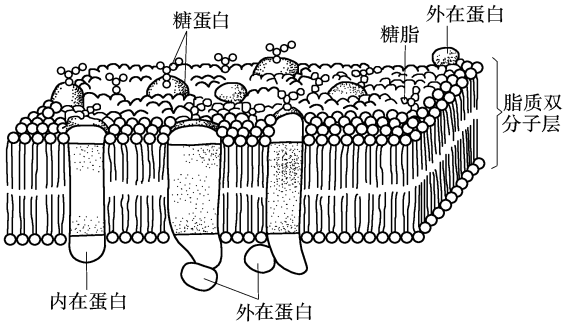


图 1–5　质膜结构模型
(引自杨 世杰)

⑴ 物质交换　生物膜为选择透过性膜,能控制膜内外的物质交换,例如质膜可通过扩散、离子通道及内吞、外排等方式来控制物质进出细胞。

⑵ 分室作用　生物膜不仅把细胞与外界环境隔开,而且把细胞内的空间分隔,使各细胞器能够有条不紊地进行各自的代谢活动。

⑶ 代谢反应的场所　生物膜上存在大量的酶,细胞内许多生理、生化过程都在膜上进行,例如光合作用的光能吸收、电子传递和光合磷酸化均在光合膜上进行。

⑷ 识别功能　质膜上的多糖链分布于其外表面,像"触角"一样能识别外界物质并可接受外界的某种刺激或信号,使细胞作出相应的反应,例如雌蕊柱头与花粉粒之间的相互识别,豆科植物根与根瘤菌的相互识别。

2　细胞质

质膜以内,细胞核以外的部分称细胞质,包括胞基质和细胞器两大部分。

⑴ 胞基质　细胞质中除细胞器以外均匀半透明的液态胶状物质称胞基质。生活细胞的胞基质,在细胞内经常流动,称为胞质运动。在具有单个液泡的细胞中,胞基质围绕液泡沿一个方向运动;在有多个液泡的细胞中,则有几个不同的运动方向。胞质运动对于细胞内物质的转运、气体的交换和创伤的恢复具有重要的作用,运动的速率常因植物体生理状况和环境条件的变化而变化。

⑵ 细胞器　细胞质中具有一定形态、结构和功能的微结构,称细胞器。

① 质体　质体是一类合成和积累同化产物的植物细胞特有的细胞器,根据其所含的色素和功能的不同,可分为白色体、有色体和叶绿体三种(如图 1–6)。

白色体　白色体不含色素,其主要功能为贮藏营养物质,根据其贮藏物质不同可分为造粉体、造蛋白体和造油体。

有色体　有色体含有胡萝卜素和叶黄素,由于两者比例不同而呈现红黄之间的不同颜色,存在于有色的花瓣、果实

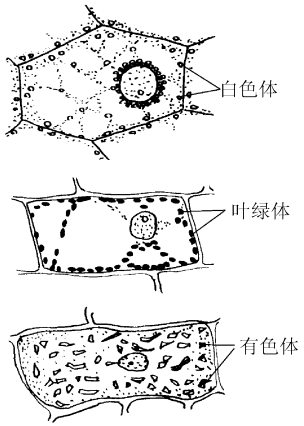


图 1–6　含有不同类型质体的细胞

和根等不同器官中。

叶绿体　高等植物的叶绿体含有叶绿素和类胡萝卜素，是进行光合作用的细胞器。叶绿素主要包括叶绿素 a 和叶绿素 b，类胡萝卜素包括胡萝卜素和叶黄素。这四种色素在植物体内的含量不等，一般情况下，正常叶子的叶绿素和类胡萝卜素的物质的量比例约为 3∶1，叶绿素 a 和叶绿素 b 也约为 3∶1，叶黄素和胡萝卜素约为2∶1。由于绿色的叶绿素比黄色的类胡萝卜素多，绿色占优势，所以在正常情况下，叶子大都呈绿色，只有到了秋天叶片衰老或受到不良环境影响时，叶绿素逐渐被破坏，数量减少，而类胡萝卜素比较稳定，叶子才呈现黄色或橙黄色。需要说明的是，植物叶片细胞中，除了叶绿体中含有上述四种色素以外，液泡里还含有其他色素，例如花青素和杂色素等，它们主要存在于花瓣中。一些幼嫩或枯老的叶子中由于糖分积累，花青素形成较多，叶子就呈红色。枫树叶子秋季变红，绿肥紫云英在冬春寒潮来临后叶、茎变红都是这个道理。在农业上，常可根据叶色的变化，判断作物的生长状况，及时采取相应的措施。

在电镜下观察，叶绿体的表面由两层薄膜包围，分别称为外膜和内膜，这两层膜具有控制代谢物质进出叶绿体的功能，是一个有选择透性的屏障。叶绿体内部可分为片层系统和间质（或基质）两部分（如图 1–7）。片层系统由片层膜构成，每一片层为由双层膜构成的扁平圆盘状的囊，两层膜中间的腔，充满水溶液，因此称其为类囊体，多个类囊体垛叠在一起时，称为基粒，其中的类囊体称为基粒类囊体，因其切面观似片层，故又称为基粒片层。叶绿体所含的色素分子和有关的酶类就分布在片层的膜上，光合作用的能量吸收与转化都是在类囊体膜上进行的，所以类囊体膜又称光合膜。

基质充满在片层系统的周围，其中含有还原 CO_2 的各种酶类和无机离子等，是合成糖类的场所。此外，基质中还含有核糖体、DNA 和淀粉粒等。

在一定条件下，不同的质体之间可以相互转化，例如萝卜的根，在光照的条件下会变绿，这就是白色体向叶绿体的转化；柑橘幼嫩时为绿色，而成熟时则转变成橙色，即是叶绿体转变成有色体的缘故。

② 线粒体　线粒体是呼吸作用的主要场所，细胞内糖、脂肪和蛋白质等物质的最终氧化都在线粒体中进行，因此是能量代谢的中心。线粒体大多呈球状、杆状，较质体小。一般代谢越旺盛，细胞中线粒体数目越多。

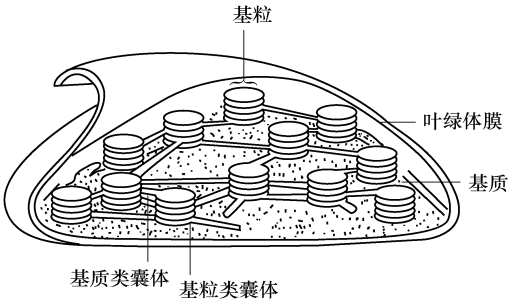


图 1–7　叶绿体的超微结构示意图

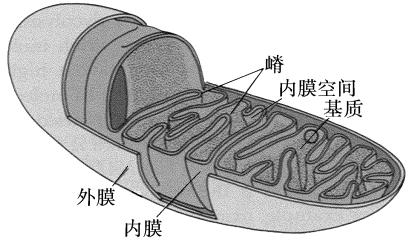


图 1–8　线粒体的超微结构示意图

线粒体的超微结构如图 1-8 所示。线粒体外围双层膜，内膜的一些部分向内折叠成管状或板状的嵴，植物细胞中多为管状嵴。嵴表面有许多圆球形颗粒，称为基粒，由头、柄和基部组成，含 ATP 复合酶，是氧化磷酸化的关键装置。嵴间充满胶状基质，内含酶、DNA 和核糖体等。

③ 液泡　液泡由一层液泡膜包围，其内充满了称为细胞液的液体，成熟的植物细胞具有一个大的中央液泡，是植物细胞区别于动物细胞的一个显著特征。在幼小的植物细胞中，液泡小而分散，随细胞生长，小液泡吸水膨大并合并，成数个或一个大的中央液泡，占据细胞中央 90% 以上的空间，将细胞质和细胞核挤到周边，从而使细胞质和环境之间有最大的接触面，利于物质的交换及各种代谢活动的进行（如图 1-9）。

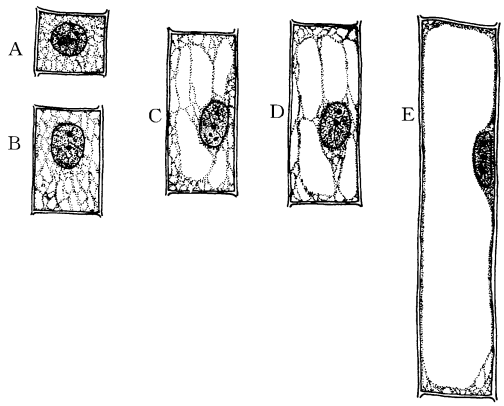


图 1-9　植物细胞的液泡及其发育

A～E　幼期细胞到成熟的细胞，随细胞的生长，细胞中的小液泡变大，合并，最终形成一个大的中央液泡

（引自杨萌）

细胞液的主要成分是水，其中溶有多种无机盐、氨基酸、有机酸、糖类、生物碱和色素等。细胞液成分和浓度随植物种类和细胞类型不同而不同，例如甘蔗茎、甜菜根的液泡中含有大量蔗糖，苹果、橙果实的液泡中含有大量的有机酸，烟草液泡中含有烟碱，有些细胞液中还含有花青素，使植物的花和茎、叶等具有红、蓝、紫等色，有时也含有结晶体，例如草酸钙结晶体等。

除了贮藏作用外，液泡还具有促进细胞器更新及维持细胞紧涨度的作用。

④ 内质网　内质网是充满在细胞质中的一个膜系统，它是由单层膜围成的小管、小囊或扁囊构成的一个网状系统（如图 1-10）。内质网的膜既可与细胞核的外膜相连接，也可与原生质体表面的质膜相连，有的还随同胞间连丝穿过细胞壁，与相邻细胞内质网相连，它的广泛存在，可促进细胞间的物质运输和信息传递。内质网主要有两种：糙面内质网，其膜的外表附有核糖体，主要功能是与蛋白质的合成、修饰、加工和运输有关；光面内质网，膜表面无核糖体分布，与脂质和糖类的合成有关。

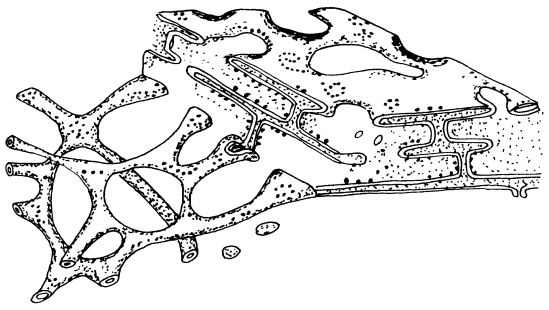


图 1-10　内质网的立体结构

⑤ 高尔基体　高尔基体是由一系列扁平的囊和小泡组成的，在分泌活动旺盛的细胞中高尔基体丰富。其主要功能是对糙面内质网运来的蛋白质进行加工、浓缩、贮存和运输。高尔基体还参与植物细胞中多糖的合成，有丝分裂中新膜和新壁的形成。高尔基体还具有分泌作用，陆生植物根尖最外层的根冠细胞常含有许多膨胀的高尔基体，它们分泌多糖黏液，保护并润滑根尖，使之易于穿透土层。

⑥ 溶酶体　溶酶体是一些单层膜包裹的小泡，内含多种水解酶，例如酸性磷酸酶、蛋白酶、糖苷酶和酯酶等，可催化蛋白质、多糖、脂质及 DNA 和 RNA 等大分子的降解，消化细胞内的贮藏物质，分解细胞中受到损伤或失去功能的细胞结构碎片，使之重新被利用。在细胞分化和衰老过程中，溶酶体释放的水解酶，可把不需要的结构和酶消化掉，例如导管、管胞成熟时原生质体的解体，即与溶酶体有关。

⑦ 微体　微体也是具有单层膜的细胞器。根据功能不同，微体可分为过氧化物酶体和乙醛酸体。过氧化物酶体含有乙醇酸氧化酶和过氧化氢酶，存在于叶片的细胞中，与叶绿体、线粒体共同参与光呼吸过程；乙醛酸体能在种子萌发时将子叶等贮藏的脂肪转变为糖。

⑧ 核糖体　核糖体又称核糖核蛋白体，无膜包裹，是合成蛋白质的场所。

⑨ 细胞骨架　细胞骨架是指细胞中的蛋白质纤维网架体系，包括微管、微丝和中间纤维。它们都由蛋白质组成，没有膜的结构，主要在维持细胞形态、保持细胞内部结构方面起作用，同时与细胞运动、物质运输、能量转化、信息传递、细胞分裂和分化及基因表达等生命活动有关。

3　细胞核

细胞核是细胞遗传与代谢的控制中心，真核细胞具有明显的细胞核，原核细胞则无明显的细胞核。在细胞幼期，细胞核常位于细胞中央，且体积较大，随细胞的生长，由于中央液泡的形成，核被挤向细胞一侧。大多数细胞具有一个核，但也有多核的，如绒毡层细胞常有两个，部分种子植物胚乳发育的早期阶段有多个细胞核。

细胞核由核膜、核仁和核质组成（如图 1-11）。

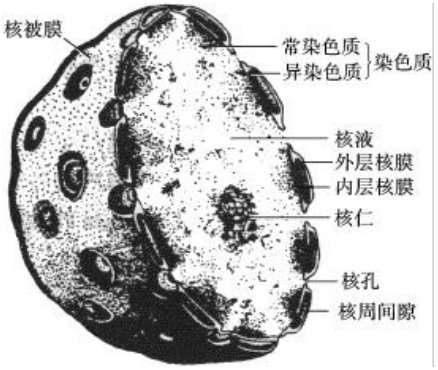


图 1-11　间期核的超微结构
（引自梁天干）

⑴ 核膜　核膜由两层膜组成，外膜附有大量核糖体，常与内质网相通连，核膜上有排列规则的核孔，是沟通核质与细胞质的通道，核孔的密度和总数与细胞类型有关。

⑵ 核仁　核仁是折光性很强的匀质球体，一般细胞核中有 1 个或 2 个，也有多个的。核仁是合成加工 rRNA 和装配核糖体亚单位的重要场所。一般代谢旺盛的细胞，核仁较大，代谢缓慢的细胞，核仁较小。

⑶ 核质　核质为核仁以外、核膜以内的部分，可分为染色质和核基质两部分。核基质是充满核内空隙的无定形基质。染色质是细胞核中能被碱性染料着色的物质，主要由 DNA 和蛋白质组成，也含少量 RNA。在细胞分裂中，DNA 与组蛋白结合，并多次盘绕、卷曲、折叠形成染色体，因此，染色质和染色体是同一物质结构在细胞不同时期的不同形态。

㈢ 后含物

植物细胞内贮藏的营养物质、代谢产物统称为后含物。后含物种类很多，主要有淀粉、蛋白质、脂质、无机晶体和某些有机物质如单宁、生物碱等。

1 淀粉

淀粉是植物细胞中最普遍的贮藏物质，常贮于造粉体中，呈颗粒状，称淀粉粒。淀粉粒因直链淀粉和支链淀粉交替沉积，常有环状轮纹，不同植物的淀粉粒的大小、形状和脐点位置各有不同，可作为鉴别植物种类的依据之一（如图 1-12）。

2 蛋白质

贮藏蛋白质是结晶或无定形的固体，无活性，较稳定。细胞中贮藏蛋白质常呈颗粒状，称糊粉粒或蛋白体。禾本科植物胚乳最外层细胞中含较多的糊粉粒，该层特称为糊粉层（如图 1-13）。

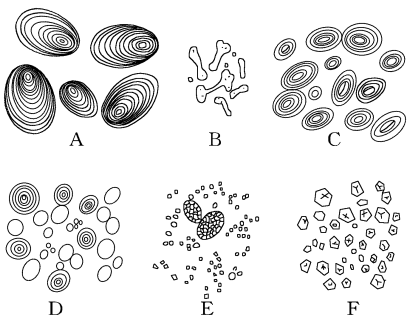


图 1-12　几种植物的淀粉粒
A. 马铃薯　B. 大戟　C. 菜豆　D. 小麦
E. 水稻　F. 玉米

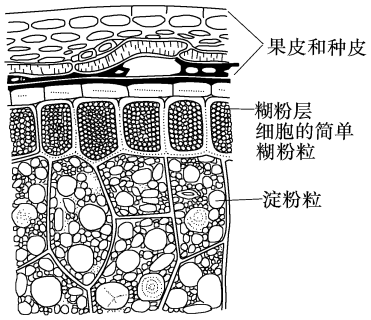


图 1-13　小麦子粒横切面，
示糊粉粒和淀粉粒

3 脂质

脂肪与油是植物细胞中贮藏的含能最高的化合物，常呈小滴或小球状散布于细胞质基质中或造油体中，在主要油料植物种子的胚、胚乳和子叶中存在较多。

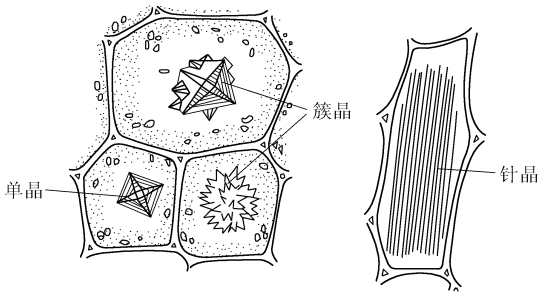


图 1-14　晶体的类型

4　晶体

在植物细胞的液泡中，常存在各种形状的晶体（如图 1－14）。常见的有草酸钙晶体，草酸是代谢产物，对细胞有害，晶体的形成降低了草酸的毒害作用。

综上所述，真核植物细胞结构表解如下：

植物细胞
- 细胞壁
  - 胞间层
  - 初生壁
  - 次生壁
  - 质　膜
- 原生质体
  - 细胞核
  - 细胞质
    - 胞基质
    - 细胞器
      - 双层膜细胞器：线粒体、质　体
      - 单层膜细胞器：溶酶体、微　体、液　泡、内质网、高尔基体
      - 无膜细胞器：中间纤维、微　管、核糖体、微　丝
- 后含物
  - 淀粉
  - 蛋白质
  - 脂质
  - 晶体

（四）原核细胞和真核细胞

按照细胞的结构，可将其分为两大类型：原核细胞和真核细胞。真核细胞有被膜包围的细胞核和多种细胞器，自然界绝大多数细胞属于此类。少数低等植物，虽有细胞结构，但在细胞内无典型的细胞核和膜包被的细胞器，称为原核细胞（如表 1－1）。

表 1－1　原核细胞和真核细胞的主要区别

特　征	原 核 细 胞	真 核 细 胞
细胞大小	较小（1～10 μm）	较大（10～100 μm）
染色体	一个细胞只有一条染色体，其 DNA 没有和 RNA、蛋白质联结在一起	一个细胞有多条染色体，其 DNA 和 RNA、蛋白质联结在一起
细胞核和细胞器	无核膜、核仁	有完整的核结构，有线粒体、质体、高尔基体和内质网等细胞器
内膜系统	简单	复杂
细胞分裂	出芽或二分体，无有丝分裂	能进行有丝分裂等

（引自陈忠辉）

第二节 原 生 质

一、原生质的化学组成

植物细胞含有多种元素,主要有 C,H,O,N,P,S,K,Ca,Mg,Fe,Mn,Cu,Zn 和 Mo 等,其中 C,H,O,N 四种元素占 90%以上,是构成有机物质的主要成分。

细胞中有生命活动的物质称为原生质,是细胞生命活动的物质基础。组成细胞的化合物可分为两大类:无机物和有机物质,无机物主要包括水和无机盐,关于它们的生理机能将在有关水分代谢和矿质营养的章节中讲述。有机物质包括蛋白质、核酸、脂质、糖类及微量的生理活性物质。

1. 蛋白质

蛋白质在植物的生命活动中起着十分重要的作用,与植物体的结构、性状和发育有密切的关系。植物体新陈代谢的各种生化反应如生长发育、遗传变异等都有蛋白质参与,生物体内各种生物化学反应中起催化作用的酶也是蛋白质,蛋白质还参与基因表达,起调节生命活动的作用。

蛋白质属于生物大分子,相对分子质量一般在 10^4 以上,最大可达 10^6。

构成蛋白质的基本单位是氨基酸,其通式为 $H_2N-\underset{R}{\overset{H}{C}}-COOH$。

目前已知组成蛋白质的氨基酸共有 20 种。一个氨基酸分子中的 α-氨基与另一氨基酸分子中的 α-羧基脱水缩合,形成肽键,许多氨基酸通过肽键顺序相连,形成多肽,这种线状肽链结构,称为蛋白质的一级结构。肽链又可通过链内建立氢键而形成 α螺旋和 β折叠的立体结构,称为二级结构。有的可再进一步折叠形成三级结构。蛋白质在形成三级结构时,疏水基团藏在内面,亲水基团则露在外面,水分子被蛋白质分子表面的极性基团吸引而形成水合膜,使蛋白质分子不会因碰撞而聚成大颗粒。有些蛋白质由两条或两条以上具有三级结构的多肽链聚合而成特定构象的蛋白分子称为四级结构,每条多肽链称为一个亚基,凡是多亚基蛋白质必须有四级结构才有活性。

有的蛋白质分子只有一条多肽链,有的含几条多肽链,多肽链中氨基酸的数目、种类和排列顺序,组成蛋白质的多肽链的数目、多肽链的连接方式和连接部位等决定蛋白质的空间结构,而蛋白质的空间结构直接影响到蛋白质的功能,例如起催化作用的酶蛋白和起选择透过作用的膜蛋白都是球蛋白,它们各自具有一定的空间构型和生物学活性。

2. 核酸

核酸是载有遗传信息的一类生物大分子,分为脱氧核糖核酸(DNA)和核糖核酸(RNA)两大类。DNA 主要存在于细胞核中,是染色体的主要成分,RNA 主要存在于细胞质中,与细胞中蛋白质的合成有关,组成 DNA 和 RNA 的基本单位都是核苷酸。

核苷酸分子由戊糖分子、磷酸分子和碱基组成。碱基分为嘌呤和嘧啶两类，嘌呤有两种：腺嘌呤（A）和鸟嘌呤（G）。嘧啶有三种：胸腺嘧啶（T）、胞嘧啶（C）和尿嘧啶（U）。一个碱基和一个戊糖分子结合形成一个核苷，核苷再和一分子磷酸结合即形成核苷酸，许多核苷酸分子间脱水缩合成的长链即为核酸。

DNA由两条脱氧核糖核苷酸链组成，所含的碱基是A，G，T和C，在真核细胞中，两条链中的碱基按照A—T，C—G互补配对，碱基之间以氢键相连，两条长链在空间上呈螺旋状排列（如图1-15）。

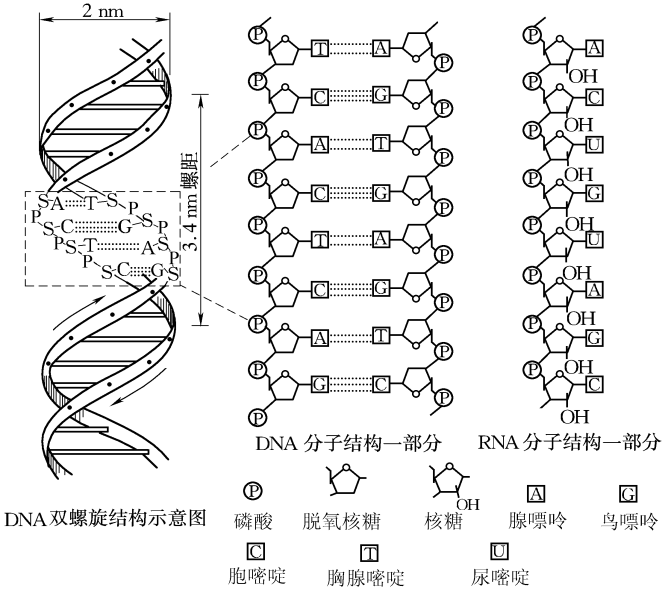


图1-15 核酸的结构示意图

RNA由一条核糖核苷酸长链组成，与DNA相比除戊糖不同外，碱基也有所不同，RNA含有U，而不含T。RNA可分为核糖体RNA（rRNA）、转运RNA（tRNA）和信使RNA（mRNA）三种。

3 脂质

脂质是不溶于水而溶于非极性溶剂的一大类有机物质，包括中性脂肪、磷脂、类固醇和萜类等。脂质重要的功能是构成生物膜；脂质分子中贮藏有大量的化学能，氧化时产生的能量是糖的二倍多，在油料植物的种子中含有大量的脂质物质，为贮藏物质；脂质物质还能构成植物体表面的保护层，减少水分的散失。

4 糖类

糖是一大类有机化合物，包括单糖、低聚糖和多糖。绿色植物光合作用的产物主要是糖类，植物体内有机物质运输的主要形式也是糖；在细胞中，糖能被氧化分解释放出能量，是主要的供能物质；遗传物质DNA和RNA中也含有糖；糖还能与蛋白质结合形成糖蛋白，糖蛋白在细胞识别中有重要作用；糖还是植物细胞壁的主要成分。

细胞中重要的糖类有核糖、脱氧核糖、葡萄糖、蔗糖、淀粉和纤维素等，它们分别作为结构物质、供能物质和贮能物质存在于细胞内。

除上述四大类有机物质外，细胞中还含有其他一些生理作用很重要的必需物质，例如激素、维生素等。

二、原生质的胶体特性

原生质的主要组成成分是以蛋白质为主的大分子亲水物质，分子直径在1～100 nm之间，符合胶体范围，因此其水溶液具有胶体的性质。

1 带电性与亲水性

蛋白质是原生质的主要组成成分，蛋白质表面由于存在游离的氨基与羧基，它们发生游离时可使蛋白质表面形成一层带电荷的吸附层，在吸附层外又有一层带电量相等而符号相反的扩散层，这样就在原生质胶体颗粒外面形成一个双电层，双电层的存在对于维持胶体的稳定性起了重要作用。由于所有颗粒最外层都带有相同的电荷，同性电荷的相斥作用使它们之间不致相互凝聚而沉淀，另外，蛋白质是亲水物质，其表面可吸附一层很厚的水膜，水膜的存在使原生质胶体系统更加稳定。蛋白质是两性电解质，在两性状态下原生质具有缓冲能力，这对细胞内代谢有重要作用。

2 吸附性

物质表面积越大，吸附力就越大，原生质胶体颗粒的体积大于分子或离子，但是它们的分散度很高，比表面积（表面积与体积之比）很大，大的表面有利于原生质对各种分子和离子的吸附和富集，也为新陈代谢中各种生化反应扩大了活动场所。

3 黏性和弹性

原生质胶体有黏性和弹性，其黏性和弹性随植物生长时期及环境条件的改变而发生变化。当黏性增加，代谢降低时，植物与外界环境的物质交换减少，抗逆性增加；反之，黏性减弱，则代谢旺盛，抗逆性减弱。越冬的休眠芽和成熟种子的原生质黏性大，抗逆性强；而处于开花期和旺盛生长时期的植物，其原生质黏性低，抗逆性弱。

原生质的弹性与植物抗逆性也有密切关系。弹性越大，则植物对机械压力的忍受力也越大，对不良环境的适应性也强。因此，原生质黏性高、弹性大的植物，对干旱、低温等不良环境的抗性比较强。

4 凝胶作用

胶体有两种存在状态，即溶胶和凝胶，在一定条件下，溶胶可固化变成凝胶，凝胶也可液化变成溶胶。

$$\text{溶胶} \underset{\text{溶胶作用}}{\overset{\text{凝胶作用}}{\rightleftharpoons}} \text{凝胶}$$

引起这种变化的主要因素是温度和水分。当温度降低时，胶粒的动能减少，互相联结起来形成网状结构，水分子处在网眼之中，使胶体呈凝胶状态；减少溶液中的水分，胶粒的分散度降低，亦可相互联结形成网状结构而发生凝胶化作用。如果提高凝胶的温度或加入水分，胶粒的动能增大，胶粒的联结消失，网状结构不复存在，胶体便又转变为溶胶状态。

原生质胶体同样也存在溶胶与凝胶两种状态，当原生质处于溶胶状态时，黏性小，代谢活跃，生长旺盛，但抗逆性较弱，例如植物的开花期 当原生质呈凝胶状态时，细胞生理活性降低，但对低温、干旱等不良环境抵抗力增强，有利于植物度过逆境。成熟干燥的种子，其原生质接近于凝胶状态。凝胶吸水膨胀的现象称吸涨作用，种子就是靠这种吸涨作用从土壤中吸水萌发的。原生质胶体状态的转变是植物正常生活所必需的，是对不良环境的一种适应反应。

原生质胶体通常是比较稳定的，能够使植物体有条不紊地进行各种生命活动，但稳定因素一旦被破坏，例如大量的电解质、脱水剂的使用会破坏蛋白质外的水膜，使胶粒合并形成大的颗粒而沉淀析出，时间一长，原生质的胶体结构就会被破坏，植物就会死亡。

第三节　植物细胞的分裂

植物的生长发育以及生殖繁衍都是细胞分裂、增大和分化的结果，植物细胞的分裂方式主要有三种 :无丝分裂、有丝分裂和减数分裂。

一、细胞周期

细胞周期是指从上一次细胞分裂结束开始到下一次细胞分裂结束所经历的时间，分为间期和分裂期。

㈠ 间期

细胞分裂间期是指从前一次分裂结束到下一次分裂开始的一段时间，它是分裂前的准备时期。间期细胞核形态清晰完整，细胞进行着一系列复杂的生理代谢活动，主要是 DNA 的复制，RNA、蛋白质的合成以及能量的积累。间期结束，每条染色体均由两条染色单体构成。

㈡ 分裂期

从细胞分裂间期结束开始至这一次分裂结束为止的一段时间称为细胞分裂期。细胞将已复制的 DNA 以染色体的形式平均分配到两个子细胞中去，每一个子细胞将得到与母细胞同样的一组遗传物质，包括核分裂和胞质分裂两个过程。

植物细胞周期一般为几个小时至几十个小时。

二、有丝分裂

有丝分裂是一种最常见、最普遍的分裂方式，是生物体体细胞增殖的主要方式。有丝分裂过程较复杂，细胞核和细胞质都发生很大变化，由于有染色体和纺锤丝的出现，故称为有丝分裂。在高等植物体中，具备有丝分裂能力的细胞主要存在于根尖、茎尖的分生区及形成层的细胞中。有丝分裂是一个连续的动态变化过程，但为了描述的方便，常根据其主要形态变化特征把分裂期分为前

期、中期、后期和末期四个时期，实际上各期之间无明显界限（如图 1-16）。各期主要特征如下：

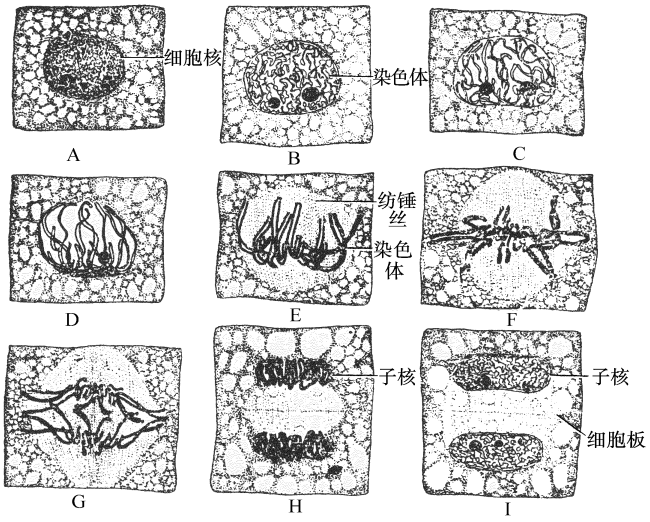


图 1-16　有丝分裂的过程

A. 间期　B. 前期　C. 前期　D. 前期　E. 前中期　F. 中期　G. 后期　H. 早末期　I. 晚末期

1　前期

前期是分裂开始时期，其主要特征是染色质螺旋化，逐渐缩短变粗成为一个个形态上可辨认的棒状结构——染色体。由于染色质在间期进行了复制，此时，每一个染色体由两条并列的染色单体构成，它们通过着丝点连接在一起，同时，核膜周围的细胞质中出现大量微管，形成纺锤丝，许多纺锤丝形成纺锤体。

2　中期

染色体排列在细胞中央的赤道板上，纺锤体更加明显。由于中期染色体已缩短到最短粗的程度，因此是观察染色体数目和形状的最好时期。

3　后期

在纺锤丝的收缩牵引下，两条染色单体从着丝点处分为两条子染色体，并向两极移动。结果是细胞的两极各有一套与母细胞形态和数目相同的染色体。

4　末期

到达两极的染色体解螺旋又成为盘曲的染色质，核仁重新出现，前期破碎的核膜重新联合组成新的核膜，形成两个子细胞核。与此同时，在原细胞赤道板处形成新的质膜和细胞壁，将母细胞一分为二，于是，形成两个新的子细胞。

三、减数分裂

减数分裂是一种特殊的有丝分裂方式，包括两次连续的细胞分裂，即减数分裂Ⅰ和减数分裂

Ⅱ，但 DNA 只复制一次，因此，所形成的子细胞的染色体数目只有原母细胞的一半，是植物在有性生殖过程中形成性细胞前所进行的细胞分裂。减数分裂Ⅰ和Ⅱ都可划分为前期、中期、后期和末期（如图 1－17）。与普通有丝分裂比较，减数分裂Ⅰ较为特殊，表现为：

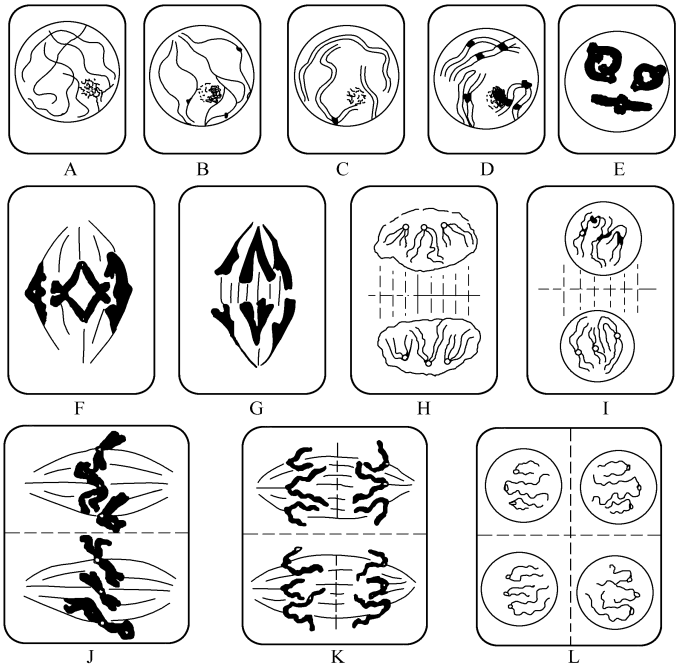


图 1－17　植物细胞减数分裂模式图

A. 细线期　B. 偶线期　C. 粗线期　D. 双线期
E. 终变期　F. 中期Ⅰ　G. 后期Ⅰ　H. 末期Ⅰ
I. 前期Ⅱ　J. 中期Ⅱ　K. 后期Ⅱ　L. 末期Ⅱ

1. 前期Ⅰ

前期Ⅰ经历时间长，染色体变化复杂。根据变化特点，前期Ⅰ可分为五个时期：

⑴ 细线期　细胞核内出现细长、线状的染色体，核和核仁增大。

⑵ 偶线期　同源染色体（一条来自父本，一条来自母本，两者的形状、大小相似）联会（即两条染色体两两成对靠拢，配合成对）。

⑶ 粗线期　染色体缩短变粗，同源染色体上的不同染色单体之间发生片段交换，使每一条染色体都带有另一条染色体的片段。

⑷ 双线期　染色体继续缩短变粗，交叉明显。

⑸ 终变期　染色体缩至最小长度，细胞核中的核膜、核仁消失。

2. 后期Ⅰ

配对的同源染色体经过片段交换后分别移至细胞的两极，使每一极的染色体数目只有原母

细胞的一半。

减数分裂Ⅱ和普通有丝分裂基本相同，每一条染色体的两个染色单体从着丝点处分开，每个子染色体再分别移向两极。由此可见，一个细胞经过减数分裂后，形成了四个子细胞，每个子细胞的染色体数目比母细胞减少了一半，减数分裂因此而得名。减数分裂在植物的进化中具有非常重要的意义。经减数分裂形成的精细胞和卵细胞都是单倍体，经过受精，即精、卵的结合，又恢复了亲本原有染色体数目，使物种的染色体数保持稳定，从而保护了物种遗传上的稳定性；同时，由于同源染色体片段的交换、重组，又丰富了物种遗传性的变异，促进了进化。

四、无丝分裂

无丝分裂也称直接分裂。细胞分裂开始时，细胞核伸长，中部凹陷断裂，同时整个细胞也伸长和中间凹陷，最后中间断开把细胞一分为二（如图 1-18）。无丝分裂常见于低等植物，在高等植物中也可见到无丝分裂，例如甘薯的块根、小麦的居间分生组织及一些愈伤组织。无丝分裂不涉及染色体的形成和变化，只是细胞核和细胞质的简单横缢断裂，不能保证遗传物质平均地分配到两个子细胞，故遗传上不稳定，但是分裂迅速，消耗能量少，分裂过程中不妨碍细胞内正常生理活动的进行，因而具有特殊的适应意义。

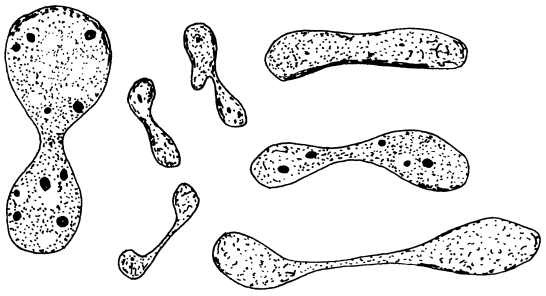


图 1-18　棉花胚乳游离核时期细胞核的无丝分裂

第四节　植物细胞催化系统——酶

一、酶的概念

生命的主要特征是不断进行新陈代谢，新陈代谢是由为数众多的各式各样的生化反应完成的。在这些生化反应中，包含着复杂而有规律的物质变化和能量变化。比较生物体内与在实验

室非生物条件下进行的同种反应，在实验室中需要高温、高压、强碱等剧烈条件才能进行的反应，在生理条件下就能顺利和迅速地进行，其主要原因是生物体内存在着一种特殊的物质——酶。

酶是生活细胞内产生的一类高效有机催化剂，也称生物催化剂。由酶所催化的反应称为酶促反应，酶促反应中的反应物称为底物。大部分酶在细胞内起催化作用，称胞内酶，例如光合作用酶系主要分布于叶绿体中，呼吸作用酶系主要分布于线粒体中；也有些酶分泌到细胞外发挥作用，称胞外酶，例如某些细胞所分泌的水解淀粉、脂肪和蛋白质的酶。

二、酶的作用特点

绝大多数酶的化学本质是蛋白质，具有蛋白质的一切典型性质。但是 RNA 分子也可以是高活性的酶，这种具有催化活性的 RNA 称为核糖酶。酶和一般催化剂一样，在反应前后酶本身的数量和质量不发生变化，酶只能改变化学反应的速率，而不改变反应的平衡点，酶也是通过降低活化能来加速反应的进行。但酶也具有自身的一些特点。

(一) 酶催化的高效性

酶具有极高的催化效率，通常比无机催化剂高 $10^7 \sim 10^{13}$ 倍。例如过氧化氢酶催化 H_2O_2 分解为 H_2O 和 O_2 的反应，速率比无机催化剂 Fe^{3+} 快 10^{10} 倍；碳酸酐酶催化 CO_2 的水合反应（$CO_2 + H_2O \quad H_2CO_3$），一个碳酸酐酶每秒钟能催化 10^5 个 CO_2 分子与 H_2O 结合成 H_2CO_3，反应速率比非酶催化快 10^7 倍。酸及其他催化剂加快反应速率的主要原因在于大幅度降低了反应所需要的活化能（如图 1－19），即底物分子发生化学反应所必须获得的最低额外能量。

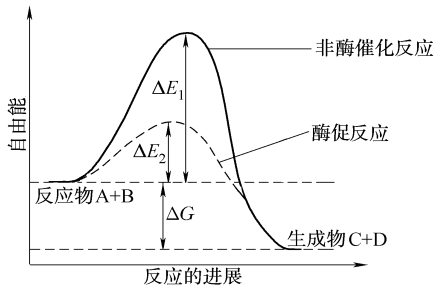


图 1－19　催化剂的作用

ΔE_1，ΔE_2 表示活化能

(二) 酶催化的专一性

一种酶仅能作用于一种物质或一类结构相似的物质，即酶对底物和所催化的反应具有严格的选择性，它主要是由酶蛋白的结构决定的，可分为结构专一性和立体异构专一性两种情况。

1. 结构专一性

(1) 相对专一性　有些酶对底物的要求不很严格，有的只要求作用于一定的键，而对键两端的基团无严格要求，例如二肽酶只要求底物含有肽键，而不选择肽键两侧的氨基酸残基，酯酶对具有酯键（RCOOR′）的化合物都能催化，这种专一性称“键专一性”。有一些酶对底物要求较高，不但要求一定的化学键，而且对键一端的基团也有一定要求，例如 α－葡萄糖苷酶，它要求 α－1,4－糖苷键的一侧必须是 α－葡萄糖残基，另一侧基团则要求不严格，这种专一性称“基团专一性”。

(2) 绝对专一性　少数酶对底物要求很严格，只能作用于一种底物，例如脲酶只能作用于尿素，而对尿素衍生物就不起作用。

2. 立体异构专一性

一种酶只能对一种立体异构体起催化作用,对其对映体则全无作用,如 L-氨基酸氧化酶只能催化 L-氨基酸氧化,而对 D-氨基酸无作用,L-乳酸脱氢酶只能催化 L-乳酸脱氢,而对 D-型无作用。

酶的专一性有很重要的生物学意义,因为植物体内含有很多酶系,每一酶系包括多种酶,酶的专一性保证了植物体内各种物质代谢按照一定的方向有序地进行。

(三) 酶活性的可调节控制

酶活性的调节是活细胞的属性,是酶区别于一般催化剂的一个重要性质,也是生物进化过程中逐步形成的一种适应能力。植物体内酶活性的调节机制很复杂,其主要的调节方式可分为:

1. 酶生物合成调节

植物体内存在的酶的种类和数量,均受相应的基因控制,在细胞内虽有合成各种酶的基因,但并非同时都呈活跃状态,有些酶,需诱导之后才呈活化状态,例如水稻在无硝酸盐的营养液中生长时,体内无硝酸还原酶生成,当将其移植至有硝酸盐的溶液中培养时,则幼苗及根系产生了硝酸还原酶,像硝酸还原酶这类需经诱导才生成的酶称诱导酶。酶的形成既可被诱导也可被阻遏,例如色氨酸一般是蛋白质中含量较少的氨基酸,当色氨酸的含量超过蛋白质合成的需要量时,它在细胞中积累到一定浓度,即可阻遏合成色氨酸有关酶的合成,以终止色氨酸的合成。诱导和阻遏从正反两方面调节了细胞中酶的生成及其含量的积累,但这种方式的调节速率较慢。

2. 酶活力的调节

酶分子中与底物直接结合并使底物转变为产物的小区域,称做酶的活性部位或活性中心,通常只局限于酶分子的一定区域,是由少数几个特定氨基酸残基所组成的,若含有辅助因子,则辅助因子往往就是活性中心的组成部分。通过酶分子结构的改变来调节酶促反应的速率,称酶活力的调节,这种方式速率较快。例如某些物质能与酶分子上的非催化部位相互作用,使酶蛋白分子发生构象变化,从而增强或抑制酶的催化活性,例如 FAD 能增强丙酮酸激酶的催化活性,而异柠檬酸和 ATP 则抑制其催化活性。

(四) 作用条件温和

酶是由生物细胞所产生的,对周围环境很敏感,不耐高温、高压,遇强酸、强碱、重金属盐或紫外线等易失去催化活性。因此酶催化的反应几乎都是在比较温和的常温、常压和接近中性条件下进行的。

三、酶的化学组成

有些酶仅由蛋白质组成,其催化活性仅决定于蛋白质的结构,称为单纯酶,例如脲酶、淀粉酶和脂肪酶等。而有些酶除蛋白质组分外,还含有一个非蛋白的小分子化合物,前者称为酶蛋白,后者称为辅因子,这类酶只有在酶蛋白与辅因子结合成全酶时,才表现酶的催化活性,两者单独存在时,均无催化活力,这类酶称为结合酶,例如转氨酶、乳酸脱氢酶及氧化还原酶等。其中,酶蛋白决定专一性,辅因子决定反应类型。根据辅因子与酶蛋白结合的紧密程度,可将辅因子分为辅酶和辅基两种类型,用透析法可除去的小分子有机物质称辅酶;而与酶蛋白结合比较紧密,用

透析法不易除去的小分子物质称为辅基。

植物体内常见的辅酶和辅基及其作用如表 1-2 所示。

表 1-2　辅基与辅酶的作用

名　称	简　称	作　用
铁卟啉		传递电子
黄素腺嘌呤单核苷酸	FMN	传递氢
黄素腺嘌呤二核苷酸	FAD	传递氢
尼克酰胺腺嘌呤二核苷酸	NAD^+ (Co Ⅰ)	传递氢
尼克酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸	NADP (Co Ⅱ)	传递氢
泛醌 (辅酶 Q	CoQ	传递氢
硫辛酸	S L S	传递酰基
腺苷三磷酸	ATP	传递磷酸基
尿苷二磷酸	UDP	传递酰基
辅酶 A	CoA	传递酰基
四氢叶酸	THF	传递甲酰基
磷酸吡哆醛		传递氨基
生物素		羧化作用
硫胺素焦磷酸	TPP	脱羧基作用

辅酶和辅基的种类很多,有些是简单的金属离子,多数为微量元素,有些属于 B 族维生素。

四、酶的命名和分类

(一) 酶的命名

酶的命名,有惯用名和系统名两种。

1　习惯命名法

习惯命名法主要根据酶所催化的底物及反应类型命名,例如催化蛋白质、淀粉水解的酶分别称蛋白酶、淀粉酶,催化磷酸甘油醛脱氢反应的酶称磷酸甘油醛脱氢酶。有时,还注明酶的来源及特点,例如从木瓜中得到的蛋白酶称木瓜蛋白酶,存于胃液的蛋白酶称胃蛋白酶。惯用名比较简单,应用方便,但有时会出现“一酶数名”或“一名数酶”的情况。为避免命名的重复,国际酶学委员会提出了一个新的系统命名方法——系统命名。

2　系统命名

系统命名要求能确切地表明酶的底物及催化反应的性质,若酶反应中有两种底物,则这两种底物均需表明,当中用“:”分开。例如催化

丙氨酸＋α-酮戊二酸　　谷氨酸＋丙酮酸

反应的酶,用习惯命名法为转氨酶,而用系统命名法则为丙氨酸: α-酮戊二酸氨基转移酶。

在国际科学文献中,为严格起见,应使用酶的系统命名。

(二) 酶的分类

植物细胞中的酶,种类繁多,催化特性各异,为便于研究,国际酶学委员会根据酶所催化的反应类型不同,将酶分为六类:

1 氧化还原酶类

氧化还原酶类是催化氧化还原的酶类,反应通式为:

$$AH_2 + B \quad A + BH_2$$

式中 A 代表供氢体,B 代表受氢体。例如多酚氧化酶、乳酸脱氢酶和醇脱氢酶。

2 转移酶类

转移酶类是催化功能基团从一种化合物转移至另一种化合物的酶类。反应式:

$$AR + B \quad A + BR$$

式中 R 为被转移的基团。例如转氨酶和转甲基酶等。

3 水解酶类

水解酶类是催化水解反应的酶。反应式为:

$$A—B + H_2O \quad AOH + BH$$

式中 A—B 间的键可代表酯键、糖苷键和肽键等。例如淀粉酶、蛋白酶和脂肪酶等。

4 裂合酶类

裂合酶类是催化底物 C—C,C—O,C—N 及其他键的断裂而形成双键的反应或其逆反应的酶类。反应式:

$$AB \quad A + B$$

例如醛缩酶、水化酶、脱氨酶和脱羧酶。

5 异构酶类

异构酶类是催化一对同分异构体之间互相转化的酶类,反应式为:

$$A \quad B$$

例如磷酸葡萄糖异构酶和交位酶等。

6 合成酶类

合成酶类在 ATP 参与下,催化某两个分子合成另一个分子的反应。这类酶反应通式:

$$A + B + ATP \quad AB + ADP + Pi$$

或

$$A + B + ATP \quad AB + AMP + PPi$$

例如谷氨酰胺合成酶和丙酮酸羧化酶等。这类酶在蛋白质和核酸合成中非常重要。

五、影响酶促反应速率的因素

酶是一种生物活性物质。酶活性（又称酶活力）反映了酶催化一定化学反应的能力，即它所催化的某一化学反应速率的快慢，可用单位时间内底物的消耗量或产物的生成量来表示。酶的催化活性，主要取决于酶分子的结构，但也受到底物浓度、酶浓度、温度、pH、抑制剂或激活剂等外部因素的影响。

（一）底物浓度

在酶浓度、pH和温度等条件固定不变的情况下，当底物浓度较低时，反应速率随底物浓度增加而升高，反应速率与底物浓度几乎成正比；当底物浓度较高时，反应速率虽也随之升高，但不显著；当底物浓度继续增加时，反应速率几乎不再改变（如图1-20）。

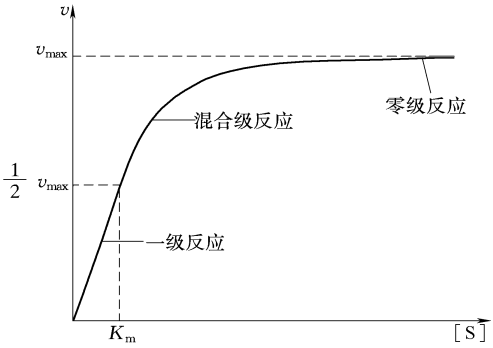


图1-20　底物浓度对酶促反应的影响

1913年，Michaelis和Menten对上述曲线给出了正确的解释，他们认为，在低底物浓度时，许多酶分子的活性部位未被底物饱和，因此，酶反应速率随底物浓度增加而增加，待酶的活性部位全部与底物相结合时，则反应速率不再受底物浓度的影响，同时，他们推导出了能够表示整个反应中底物浓度与反应速率之间关系的米氏公式：

$$v=\frac{V_{max}[S]}{K_m+[S]}$$

当 $v=\frac{1}{2}V_{max}$ 时，$K_m=[S]$，K_m 称为米氏常数，它是反应速率达到最大速率一半时的底物浓度。

K_m 值在酶学以及研究生理、生化的代谢途径方面，具有重要意义：

1. K_m 值是酶的特征常数，它只与酶的性质有关，而与酶的浓度无关，因此，K_m 值可作为鉴别酶的一个指标。

2. 对大多数酶来说，K_m 可表示酶与底物的亲和力，K_m 值大表示亲和力小，K_m 值小表示亲和力大。

3. 在不同环境条件下，测定各种酶反应的 K_m 值及 V_{max} 值，可探讨酶促反应的最佳环境条件。

（二）酶浓度

在底物过量而其他条件固定，并且反应系统中不含有抑制酶活性的物质时，酶促反应的速率与酶浓度成正比，即

$$v = k[E]$$

(三) 温度

温度对酶促反应有双重影响。温度升高,一方面可以加速反应,但另一方面又可使酶变性而减少有活性的酶的数量,从而降低反应速率。当这两种相反的影响达到平衡时,即温度不很高,不引起酶的大量变性,温度也不过低,不引起反应速率下降,这时反应速率为最大,此时的温度就是最适温度。一般植物及微生物的酶,最适温度为 45～55℃,温度接近 70～80℃时酶作用即停止 (如图 1-21)。酶的最适温度并非酶的特征物理常数,它与底物种类和作用时间等因素有关,一般来说,作用时间越短,最适温度越高,作用时间越长,最适温度越低。掌握温度对酶作用的规律,具有一定的实践意义,例如低温有利于菌种及作物种子的保存,其主要原因是降低酶活性,使代谢减弱;高温和紫外线能杀菌,主要是它们能使酶蛋白变性失活,从而使细菌死亡。

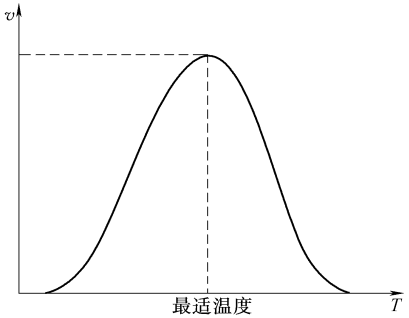


图 1-21　温度与酶反应速率的关系

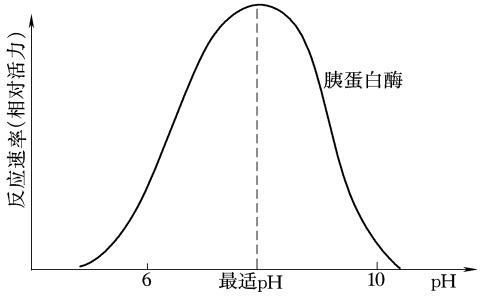


图 1-22　pH-酶活性关系图

(四) pH

pH 对酶反应速率的影响非常明显,各种酶只限于某一 pH 范围内,才显示出最大活力,酶表现最大活力时的 pH,称为酶的最适 pH (如图 1-22)。最适 pH 的大小与底物种类、底物浓度、温度、缓冲液的种类和浓度等因素有关。因此,酶的最适 pH 不是固定常数。植物细胞中的酶,最适 pH 多在 4.5～6.5 之间。

pH 之所以影响酶活力,主要是因为酶蛋白分子本身是一种两性离子,环境的 pH 会直接影响酶分子的解离、带电状态和分子间成键,从而导致酶蛋白空间构象和与底物结合能力的变化,在少酸和少碱情况下,会使酶活力下降;而过酸和过碱的条件下,则会使酶蛋白变性而完全失活。

(五) 抑制剂

凡是能与酶结合,引起酶活性中心化学性质改变而降低酶活性,甚至使酶失活的物质都称抑制剂。按抑制剂对酶作用方式的不同,可分为不可逆抑制和可逆抑制两类。

有些物质与酶活性部位中的活性基团以共价键相连接,结合得比较牢固,不能用一般的透析、超滤及凝胶过滤等物理方法去除而恢复酶的催化活性,这类抑制称不可逆抑制,例如烷化剂、

有机磷、有机汞、有机砷化合物及重金属离子等。

有些抑制剂与酶蛋白结合后，易用一般的透析、超滤等物理方法除去而恢复酶的催化活性，这类抑制称可逆抑制，可逆抑制又可分为竞争性抑制、非竞争性抑制和反竞争性抑制。竞争性抑制是抑制剂的化学结构与底物相似，与底物竞争结合酶活性中心，从而减少了酶与底物结合，降低了酶反应速率。例如丙二酸对琥珀酸脱氢酶的竞争性抑制，就是因为丙二酸与琥珀酸的结构相似。可通过增加底物浓度来解除或削弱这种抑制。非竞争性抑制是酶可同时与底物和抑制剂结合，两者之间无竞争作用，这类抑制剂与酶结合成无活性的酶－底物－抑制剂复合物，或酶－抑制剂，从而降低了酶的活性。Ag^{+}，Hg^{2+}，Cu^{2+} 和 Pb^{3+} 等重金属离子都属于这类，非竞争性抑制作用的强弱取决于抑制剂的绝对浓度，与底物浓度无关。反竞争性抑制是抑制剂不能与游离的酶结合，只能与酶－底物复合物结合，形成酶－底物－抑制剂复合物，但形成的复合物不能转变为产物。

(六) 激活剂

凡是能提高酶活力的物质都称为酶的激活剂。酶的激活是指酶已具有一定的活性，在激活剂的作用下能提高其活性。它与酶原的激活不同，酶原本身无活性，需经激活才转变为有活性的酶。

激活剂有多种类型，如金属离子、无机阴离子以及相对分子质量较小的有机化合物。例如RNA酶需要 Mg^{2+}，醛缩酶需要 Mn^{2+}，有些含－SH 基的酶，往往需要谷胱甘肽、半胱氨酸和维生素 C 等。

激活剂的作用是相对的，同一种物质对一种酶是激活剂而对另一种酶则可能是抑制剂，甚至同一激活剂由于其浓度不同，对同一种酶产生不同的作用，低浓度时，表现为激活，高浓度则产生抑制。

六、同工酶

同工酶是一类结构和性质不同，但催化相同反应的酶，至今已发现有百余种。

同工酶成员之间的结构差异，反映在理化性质、生理、免疫以及对激活剂或抑制剂的反应等方面。它们对底物的 K_m 值及催化速率也不完全相同，当同工酶中的一个成员受抑制时，另一成员仍可起作用，从而保证了代谢的正常进行。还有些同工酶所催化的可逆反应，分别由不同的成员承担，两者并不公用，但可组合为一个催化单元，以调节酶促反应的进行。

同工酶可为生物学研究提供良好的工具。同工酶是由遗传基因编码突变而形成的，因此，利用它可以研究基因突变。同工酶可以反映出在发育过程中基因如何表达，植物感染病害、受到伤害或在不良条件下都会发生同工酶的变化。此外，生物的进化、生物的地理分布、群体遗传和代谢的调节控制，都可用同工酶进行研究。

第五节　植物的组织

一、植物组织的概念

细胞经过分裂、生长和分化，最后成为具有稳定形态结构并执行相应功能的成熟细胞。通常将形态、结构和生理机能相同或相似，并具有同一来源的细胞组成的细胞群，称为组织。植物组织是植物体复杂化和完善化的产物，高等植物体中包含多种组织，它们各行其能，又有机地组合，共同完成植物的生理活动。

二、植物组织的类型

植物组织依其发育程度、形态结构及生理机能的不同，可分为简单组织和复合组织两大类，其中简单组织又可分为分生组织和成熟组织。

- 细胞分裂、生长、分化
  - 分生组织
    - 原分生组织——顶端分生组织
    - 初生分生组织　居间分生组织
    - 次生分生组织——侧生分生组织
  - 成熟组织
    - 薄壁组织
      - 同化组织
      - 贮藏组织
      - 吸收组织
      - 通气组织
      - 传递细胞
    - 保护结构
      - 表皮
      - 周皮与皮孔
      - 树皮
    - 机械组织
      - 厚角组织
      - 厚壁组织
        - 石细胞
        - 纤维
    - 输导组织
      - 导管
      - 管胞
      - 筛管与伴胞
    - 分泌结构
      - 外分泌结构
      - 内分泌结构

(一) 分生组织

分生组织位于植物体的特定部位,由具有持续性或周期性分裂能力的细胞组成的组织称为分生组织,一方面不断增加新的细胞到植物体中,另一方面自己继续"永存"下去。

根据分生组织在植物体内存在位置的不同可分为顶端分生组织、侧生分生组织和居间分生组织(如图1-23)。

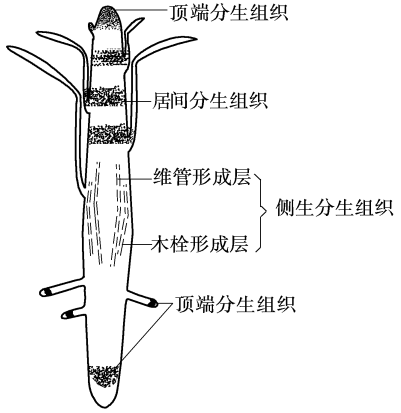


图1-23　分生组织在植物体内的示意图

1　顶端分生组织

顶端分生组织位于根、茎及各级侧枝的顶端,其活动使根、茎不断伸长。

2　侧生分生组织

侧生分生组织主要存在于双子叶植物和裸子植物根、茎周侧,与所在器官长轴平行排列,包括维管形成层和木栓形成层,其活动使根、茎等器官不断增粗。

3　居间分生组织

居间分生组织通常指由顶端分生组织衍生而遗留在某些器官局部区域中的分生组织,夹于成熟组织区域之间,分裂持续时间较为短暂。禾本科植物茎的节间基部,以及葱、韭和松叶的基部都有居间分生组织分布,小麦、水稻的拔节、抽穗就是居间分生组织分裂生长的结果。居间分生组织主要进行横向细胞分裂,使器官沿纵轴方向增加细胞数量,使植物体伸长。

根据分生组织发生来源和性质,可分为原分生组织、初生分生组织和次生分生组织。

4　原分生组织

原分生组织由胚性原始细胞和经胚性原始细胞分裂衍生的细胞组成,有强烈、持久的分裂能力,位于根尖、茎尖的先端,是其他组织的最初来源。

5　初生分生组织

初生分生组织是由原分生组织衍生而来的,位于原分生组织的后方,具有较强的细胞分裂能力,并有了初步分化,位于根、茎及其分枝顶端。初生分生组织的活动产生初生结构。

6　次生分生组织

次生分生组织由成熟组织经脱分化,重新恢复分裂能力而形成。分布于有次生生长的植物器官中,具有强的细胞分裂能力。次生组织活动可产生次生结构。维管形成层和木栓形成层就是典型的次生分生组织。

(二) 成熟组织

成熟组织由分生组织的细胞生长和分化而形成。大多数成熟组织无细胞分裂的能力,只有分化程度较低的薄壁组织具有潜在的分裂能力。成熟组织依形态结构和功能的不同,又可分为保护组织、薄壁组织(基本组织)、机械组织、输导组织和分泌组织。

1　保护组织

保护组织覆盖于植物体的表面,具有减少水分散失,防止病原微生物入侵,控制气体交换的作用。保护组织根据来源和形态不同,又可分为表皮和周皮。

⑴ 表皮　表皮通常由一层活细胞构成,存在于叶、花、果实、种子及幼嫩的根、茎表面。表皮主要由表皮细胞构成,其间夹杂有气孔器(如图1-24)。有些植物表皮上存在附属物——毛状体(如图1-25),以增强表皮的保护、吸收和分泌功能。

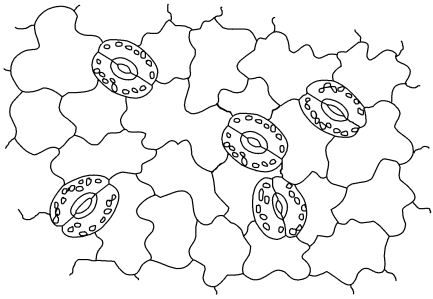


图1-24　双子叶植物叶的表皮细胞和气孔器
(引自李扬汉)

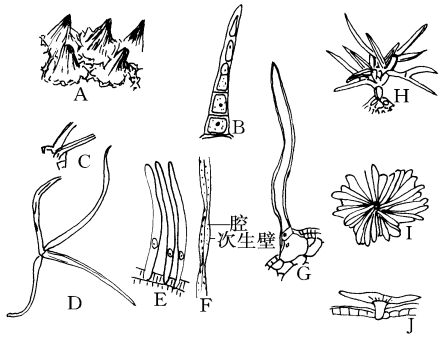


图1-25　表皮毛状物
A 三色堇花瓣上的乳头状毛　B 南瓜的多细胞表皮毛　C,D 棉属叶上的簇生毛　E,F 棉属种子上的表皮毛(E 幼期　F 成熟期)　G 大豆叶上的表皮毛　H 薰衣草属叶上的分枝毛　I,J 橄榄的盾状毛(I 顶面观　J 侧面观)
(引自 Schenck, Esau 和 Fahn)

⑵ 周皮　周皮通常由多层细胞构成,存在于具有次生增粗的器官,例如裸子植物和双子叶植物的老根、老茎外表,包括木栓层、木栓形成层和栓内层三部分。

2　薄壁组织

薄壁组织又称基本组织,是植物体内数量最多,分布最广的一种组织。这类组织细胞壁通常较薄,仅有初生壁,细胞内胞质少,液泡大,细胞排列疏松;分化程度低,有潜在的分裂能力,其中一部分可经脱分化转变为分生组织,扦插、嫁接及组织培养就利用了薄壁组织的这一特性。根据薄壁组织的主要生理机能不同,可分为吸收组织、同化组织、贮藏组织、通气组织和传递细胞五类(如图1-26)。

⑴ 吸收组织　吸收组织主要存在于根毛区表皮,其中部分向外突起形成根毛,具有吸收水分和营养物质的生理机能。

⑵ 同化组织　同化组织主要存在于叶片、幼茎和幼果中,细胞内含有大量叶绿体,能够进行光合作用。

⑶ 贮藏组织　贮藏组织主要存在于块根、块茎、果实、种子及根、茎的皮层中,具有贮藏营养物质的功能。

⑷ 通气组织　通气组织存在于水生植物及湿生植物根、茎、叶等部位,细胞间隙发达,形成气道或气腔,主要有利于输导气体。

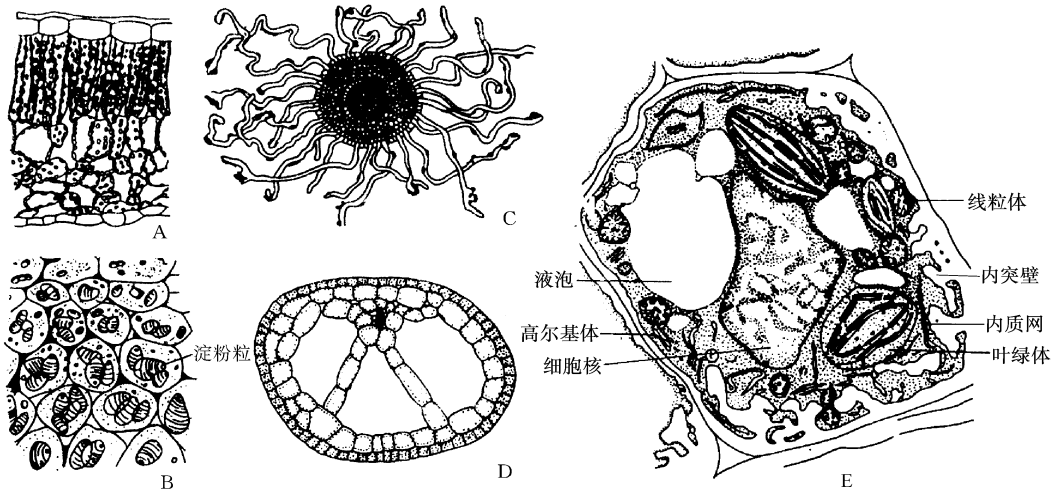


图 1-26　几种薄壁组织和菜豆茎初生木质部中的一个传递细胞

A　糖槭叶片中的同化组织　B　马铃薯块茎中的贮藏组织　C　根表层的吸收组织

D　金鱼藻叶中的通气组织　E　菜豆茎初生木质部中的一个传递细胞

(A　引自 Hanson　B　引自 Fahn　C　引自 Frank　D　引自 Troll　E　引自 Esau)

(5) 传递细胞　传递细胞存在于溶质大量集中,短途转运强烈的小叶脉、茎节、子叶节及花序轴节等部位,细胞壁内突生长,具有发达的胞间连丝,主要行使短途运输物质的功能。

3　机械组织

机械组织是在植物体中起巩固、支持作用的一类组织,具有抗压、抗张和抗屈挠性能。机械组织根据细胞壁增厚方式不同,可分为厚角组织和厚壁组织两类。

(1) 厚角组织　厚角组织多分布于幼嫩植物的茎或叶柄中,组成细胞的细胞壁通常在角隅部分增厚明显,是活细胞,内含叶绿体,支持力相对较弱(如图 1-27)。

(2) 厚壁组织　厚壁组织具有均匀增厚的次生壁,常木质化,其组成细胞的细胞腔很小,为死细胞,根据形状不同厚壁组织分纤维(如图 1-28)和石细胞(如图 1-29)两种。纤维细胞细长,两端尖细:木质纤维木质化程度高,支持力强;韧皮纤维很少木质化,韧性好。石细胞一般较短而宽,主要存在于果实和种子中,例如梨果肉中的沙粒物即是由石细胞群结成,桃、李、杏等果实的果核也主要由石细胞构成。

4　输导组织

输导组织是植物体内长距离输导水分、无机盐和有机物质的组织,一般由上、下相连的管状细胞构成。根据运输物质的不同,可分为两类:一类是运输水分和无机盐的导管和管胞,另一类是运输有机物质的筛管和伴胞。

(1) 导管　导管普遍存在于被子植物的木质部中,由许多长筒形的、细胞壁木质化的死细胞纵向连接而成。组成导管的每一个细胞称为导管分子。幼小的导管含有原生质体,随细胞的生长,细胞壁形成各种花纹分布的次生壁,原生质体解体,细胞横断消失形成穿孔。根据导管细胞壁次生增厚方式的不同,可分为环纹、螺纹、孔纹、网纹和梯纹五种类型(如图 1-30)。导管的输

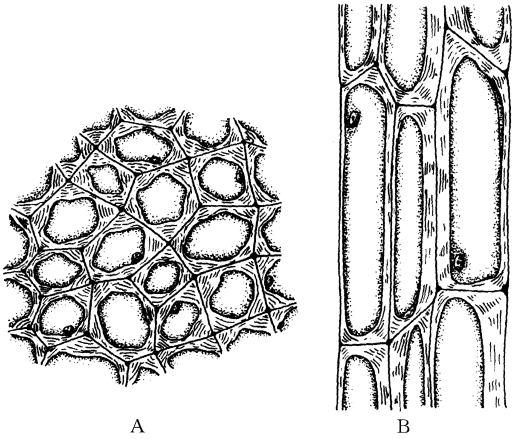


图 1-27　厚角组织
A. 横切面　B. 纵切面
(引自 Greulach)

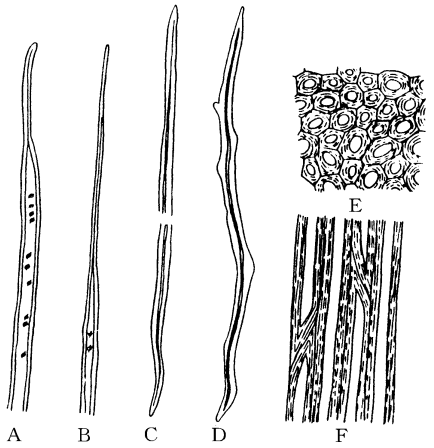


图 1-28　厚壁组织——纤维
A. 苹果的木纤维　B. 白栎的木纤维　C. 黑柳的木纤维　D. 苹果的韧皮纤维　E. 向日葵的韧皮纤维(横切面)　F. 向日葵的韧皮纤维(纵切面)
(引自 Eames 和 Haupt)

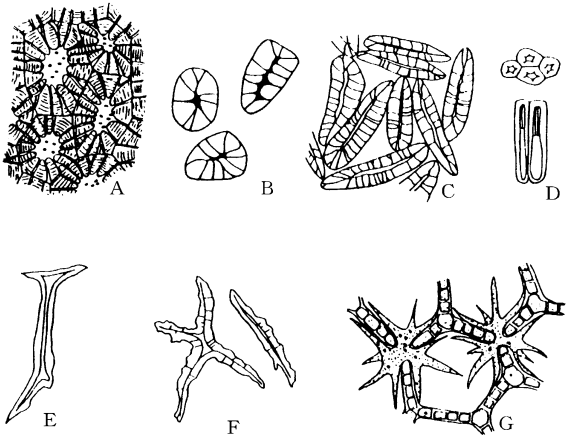


图 1-29　厚壁组织——石细胞
A. 桃内果皮的石细胞　B. 梨果肉中的石细胞　C. 椰子内果皮石细胞　D. 菜豆种皮的表皮层石细胞　E. 茶叶片中的石细胞　F. 山茶属叶柄中的石细胞　G. 萍蓬草属叶柄中的星状石细胞

水功能并不是永久保持的,其有效期的长短因植物的种类而异。因此植物体内水溶液的运输,不是由一根导管从根部直达上端,而是经过许多导管曲折连贯地向上运输的。

(2) 管胞　管胞是两端斜尖、长梭形的细胞,成熟时原生质体已解体,仅剩下木质化增厚的细胞壁。其细胞壁的增厚形式也有环纹、螺纹、孔纹、网纹和梯纹五种(如图 1-31)。

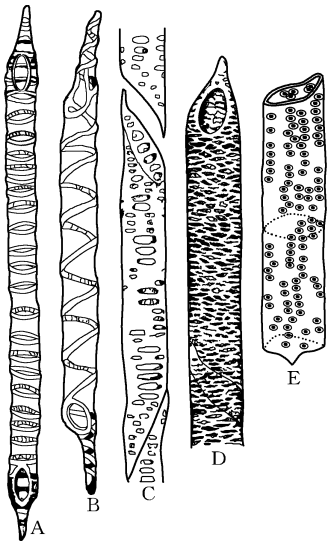


图 1-30　导管的类型

A. 环纹导管　B. 螺纹导管　C. 梯纹导管　D. 网纹导管　E. 孔纹导管

(引自 Greulach 和 Adams)

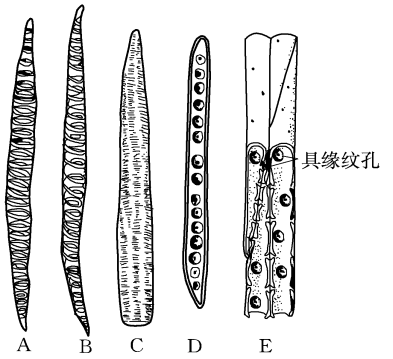


图 1-31　管胞的类型

A. 环纹管胞　B. 螺纹管胞　C. 梯纹管胞(鳞毛蕨属)　D. 孔纹管胞　E. 四个毗邻孔纹管胞的一部分,其中三个管胞纵切,示纹孔的分布与管胞间的连接方式

(A,B,D,E. 引自 Greulach 和 Adams　C. 引自 Fahn)

(3) 筛管和伴胞　筛管和伴胞主要存在于被子植物的韧皮部中,由一些管状的活细胞连接而成。筛管的横端特化为筛板(如图 1-32),上存在着一些凹陷的区域,并分布有成群的小孔——筛孔,形成运输同化产物的通道。筛管旁边的一个或多个细胞称为伴胞,与筛管是由同一个母细胞分裂而来的,两者联系密切。

5. 分泌组织

植物体中产生、贮藏、输导分泌物质的细胞或细胞组合称为分泌组织。常见的分泌物有挥发油、树脂、乳汁、蜜汁、糖类和单宁等,通常根据分泌结构的发生部位及分泌物的排溢方式不同,分为外分泌结构(如图 1-33)和内分泌结构(如图 1-34),例如水稻、小麦叶缘的排水器即为外分泌细胞;松树的茎、叶等器官的树脂道、橡胶茎中的乳汁管、柑橘果皮和叶中的分泌腔即为内分泌结构。

(二) 复合组织

凡由同类细胞构成的组织,称简单组织,如前所述的机械组织、分生组织和输导组织等;而由多种类型的细胞构成的组织,称复合组织,如周皮、木质部、韧皮部和维管束。

木质部由导管、管胞、木质纤维和木质薄壁细胞构成,韧皮部由筛管、伴胞,韧皮纤维和韧皮薄壁细胞构成。在植物体中,木质部和韧皮部经常结合在一起形成束状结构,称为维管束(如图 1-35),它们连续地贯穿于整个植物体内,输导水分和有机养料,并起着一定的支持作用。双子叶植物和裸子植物的维管束中,木质部和韧皮部之间有形成层,能分裂增生新的木质部和韧皮

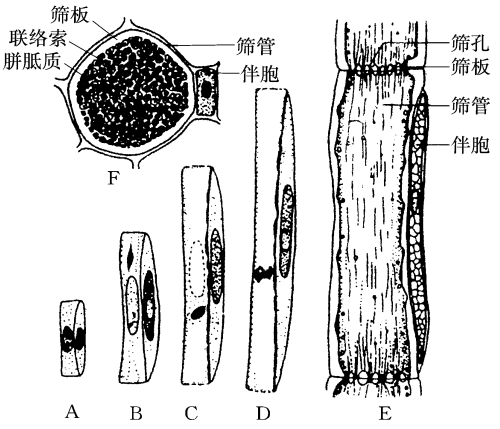


图 1-32　筛管与伴胞

A. 筛管母细胞进行不均等纵裂,产生未发育的筛管分子(左)和伴胞(右)　B,C. 细胞增大后,筛管分子的细胞核逐渐解体　D. 筛管分子端壁形成筛孔,细胞质减少为薄层　E,F. 成熟筛管与伴胞(E. 纵切面　F. 横切面)
(A～D. 引自 Resch　E,F. 引自 Fitting)

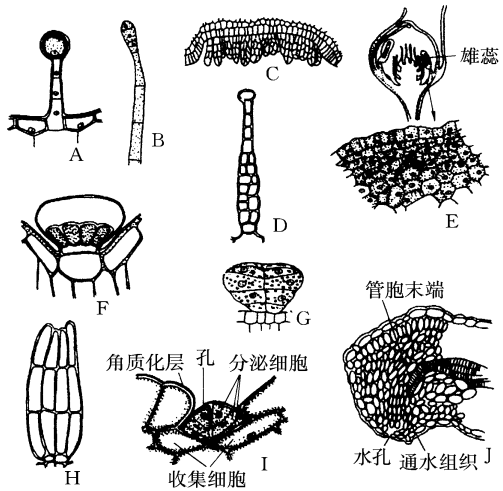


图 1-33　外分泌结构

A. 天竺葵属茎上的腺毛　B. 烟草具多细胞头部的腺毛　C. 棉叶主脉处的蜜腺　D. 蓖麻属花萼的蜜腺毛　E. 草莓的花蜜腺　F. 百里香叶表皮上的球状腺鳞　G. 薄荷属的腺鳞　H. 大酸模的黏液分泌毛　I. 柽柳属叶上的盐腺纵剖面,植物体内多余盐分由收集细胞收集,经分泌细胞排出　J. 番茄叶缘的排水器

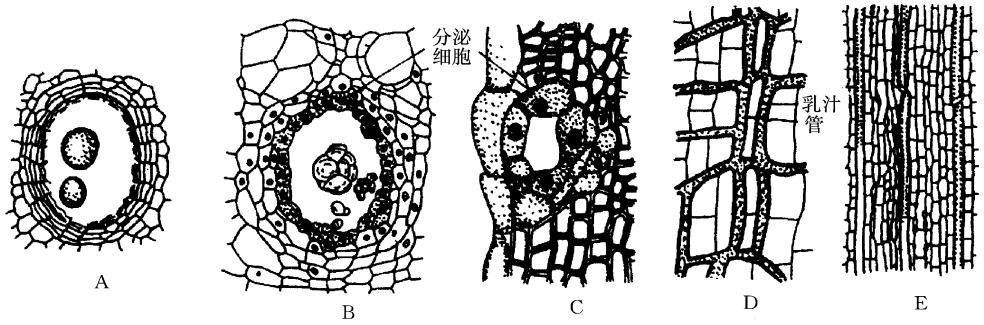


图 1-34　内分泌结构

A. 柑橘属果皮中的溶生分泌腔　B. 漆树的漆汁道　C. 松树的树脂道　D. 蒲公英的乳汁管　E. 大蒜叶中的有节乳汁管
(引自徐汉卿)

部,这种维管束称无限维管束;而单子叶植物中的维管束仅由木质部和韧皮部两部分组成,维管束内无形成层,这种维管束称有限维管束。

植物的根、茎、叶、花和果实等各个部分,都是由许多不同组织构成的,它们互相联系,构成一

个完整的植物体。

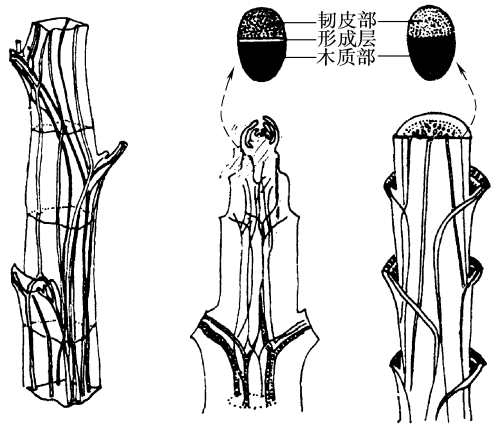


图1-35　植物体内的维管束系统

小　结

细胞是构成生物体结构和功能的基本单位,可分为原核细胞和真核细胞两大类,细胞的生物大分子组成决定了原生质是一个稳定的胶体系统,原生质具有亲水胶体的各种特征。

植物细胞外具细胞壁,由胞间层、初生壁和次生壁构成。生物膜是细胞结构的基本形式。磷脂双分子层构成了生物膜的基本骨架,其中镶嵌的各种膜蛋白决定了膜的大部分功能。目前较多见的生物膜结构模型是"流动镶嵌模型"。

细胞内部是复杂的膜系统,由内膜系统分隔形成具有特殊结构和功能的各种细胞器。细胞内部分室分工,保证了细胞有序的生化反应。细胞的精细结构与其所承担的功能是相适应的。细胞核是细胞遗传与代谢的调控中心。叶绿体和线粒体是植物细胞内能量转换的细胞器,它们与细胞核都具有双层被膜。微管、微丝和中间纤维构成了细胞骨架,在维持细胞形态和物质运输等方面起重要作用。内质网参与了细胞内与细胞间的物质运输、交换和信息传递。高尔基体参与多种生物大分子的合成、运输以及细胞膜、细胞壁的形成。过氧化物酶体是光呼吸的场所,乙醛酸体参与脂肪酸代谢并有将脂肪转变为糖类的作用。溶酶体与液泡参与细胞内物质的分解和细胞的自溶反应。此外,液泡还具有贮藏物质、调控细胞水分平衡以及参与细胞多种代谢和信号转导的作用。

组成植物细胞的生物大分子主要有核酸、蛋白质、糖类和脂质。

核酸分为两大类:DNA 和 RNA。DNA 主要分布在细胞核中,与蛋白质一起组成染色体。

DNA是生物遗传的物质基础,是遗传信息的载体。RNA主要分布在细胞质中,三种RNA(mRNA,tRNA,rRNA)都参与细胞内蛋白质的生物合成。

核酸的基本结构单位是核苷酸。蛋白质的基本构成单位是氨基酸。蛋白质是细胞的重要组成部分,是生命活动的重要物质基础。蛋白质分子是由一条或多条多肽链构成的生物大分子。

酶是一种生物催化剂,其主要特征是具有极高的催化效率、高度的专一性、反应条件的温和性和可调控性。

从酶的组成看,某些酶是简单蛋白质,其水解产物全部是氨基酸;另一些酶则是结合蛋白质,由酶蛋白及辅因子(辅酶、辅基和金属离子)两部分组成,两部分结合在一起称为全酶,只有全酶才表现催化活力。其中许多辅酶含有维生素。一些RNA和DNA也有催化活力。

酸活性受底物浓度、酶浓度、温度、pH、抑制剂和激活剂等外界因素的影响。

具有相同来源的细胞分裂、生长与分化形成的细胞群称为组织。根据其形态结构和功能的不同,可分为简单组织和复合组织,其中简单组织又分为分生组织和成熟组织。分生组织根据其在植物体内位置不同,可分为顶端分生组织、侧生分生组织和居间分生组织;根据其来源和性质不同,可分为原分生组织、初生分生组织和次生分生组织。成熟组织按照其功能不同可分为保护组织、薄壁组织、机械组织、输导组织和分泌组织。在植物体内,多种组织常结合在一起,形成束状构造,称维管束,单子叶植物的维管束仅由木质部和韧皮部两部分构成,为有限维管束;裸子植物和双子叶植物的维管束由木质部、韧皮部和形成层三部分构成,为无限维管束。

重要概念

细胞 原生质体 细胞器 质体 胞间连丝 原生质 细胞周期 有丝分裂 减数分裂 同源染色体 酶 辅酶与辅基 酶的专一性 酶活力 组织 成熟组织 分生组织 维管束 有限维管束 无限维管束

复习思考题

1 典型的植物细胞与动物细胞的最主要区别是什么?
2 原核细胞和真核细胞的主要区别有哪些?
3 细胞壁可分哪几层?次生壁有哪些变化?它们的功能分别是什么?
4 什么叫胞间连丝?胞间连丝有什么功能?
5 什么叫生物膜?生物膜有哪些主要的生理机能?
6 原生质、原生质体和细胞质三者有何区别?
7. 液泡是怎样形成的?有何功能?
8 什么是细胞后含物?主要包括哪些类型的物质?

9. 简述原生质的化学组成及原生质胶体特点。
10. 说明有丝分裂的过程和特点。
11. 减数分裂有何意义？列表比较它与有丝分裂的异同点。
12. 酶的作用特点是什么？
13. 酶分子催化原理及其高效催化性的原因何在？
14. 影响酶促反应的外部因素有哪些？各是如何影响的？
15. 列表说明植物体各种组织的结构、功能和分布。

组织名称	结构特点	功能	分布

主要参考文献

1. 徐汉卿. 植物学. 北京：中国农业出版社，1996
2. 胡宝忠，胡国宣. 植物学. 北京：中国农业出版社，2002
3. 周云龙. 植物生物学. 北京：高等教育出版社，1999
4. 张宪省，贺学礼. 植物学. 北京：中国农业出版社，2003
5. 郑湘如，王丽. 植物学. 北京：中国农业出版社，2001
6. 陈忠辉. 植物与植物生理. 北京：中国农业出版社，2001
7. 北京市农业学校. 植物与植物生理. 北京：中国农业出版社，1980
8. 武维华. 植物生理学. 北京：科学出版社，2003
9. 王忠. 植物生理学. 北京：中国农业出版社，2000
10. 郭蔼光. 基础生物化学. 北京：高等教育出版社，2001
11. 张曼夫. 生物化学. 北京：中国农业出版社，2002
12. 潘瑞炽. 植物生理学. 北京：高等教育出版社，2001
13. 孟繁静，刘道宏，苏业瑜. 植物生理生化. 北京：中国农业出版社，1995
14. 罗贵民. 酶工程. 北京：化学工业出版社，2002

第二章　植物的水分代谢

教学目标要求

理论目标：

1　掌握水势、蒸腾作用的概念，水分在植物体内的运动，作物的需水规律。

2　理解细胞和根系对水分吸收的机制及其影响因素，气孔蒸腾原理及气孔运动规律。

3　了解水分在植物生命活动中的作用，植物体内水分的运输和分配状况，蒸腾作用的生理意义及其影响因素。

技能目标：

1　学会利用质壁分离现象鉴定细胞的死活，测定植物组织的渗透势。

2　学会用小液流法测定植物组织水势的方法。

3　学会测定蒸腾速率的两种不同方法，钴纸法，快速称重。

4　学会用 TTC 法测定根系的活力。

水是植物生存必不可少的环境条件，植物的一切正常生命活动都必须在细胞含有一定的水分状况下才能进行，否则，植物的正常生命活动就要受到破坏，甚至停止。在农业生产上，水是决定收成有无的重要因素，农谚“水是命，肥是劲”，“有收无收在于水，收多收少在于肥”，道理就在于此。

植物一方面不断地从周围环境中吸收水分，以满足生命活动的需要，另一方面又不断散失水分，以维持体内外的水分循环、气体交换以及适宜的体温。植物对水分的吸收、运输、利用和散失过程，称为植物的水分代谢。学习与掌握水分代谢的规律，对保持植物体内的水分平衡，达到作物高产、稳产的目的，具有重要的意义。

第一节　水分在植物生命活动中的作用

一、植物的含水量

生活植物体都含有一定数量的水分，不同植物、同一种植物在不同环境、不同生长发育时期，

或同一植物的不同器官的含水量都会有差异。例如，水生植物（水浮莲、满江红和金鱼藻等）的含水量可达鲜重的90%以上，而在干旱环境中生长的低等植物（地衣、藓类）则仅占6%左右。一般来说，生命活动越旺盛，含水量越高，如根尖、茎尖含水量可高达80%～90%，而成熟及衰老的器官含水量则极低，如风干种子，其含水量常在15%以下。由此可见，水分多少与植物生命活动息息相关。

二、水在植物生活中的作用

（一）水是原生质的重要组成成分

原生质的含水量一般在70%～90%左右。当水分充足时，原生质胶体处于溶胶状态，保证活跃的生命活动进行；当植物发生水分亏缺，则原生质由溶胶变成凝胶，代谢活动也随之减弱；若失水过多，原生质胶体结构会受损甚至被破坏，导致细胞死亡。

（二）水是某些代谢过程的原料

光合作用、呼吸作用、有机物质的合成和分解都必须有水分子的参与。

（三）水是植物体内各种代谢过程和物质运输的介质

植物体内的各种生理、生化过程都是在水溶液中进行的，例如矿质元素的吸收、运输，光合产物的合成、转化以及气体交换等都需要以水作为介质。

（四）水能使植物保持固有的姿态

细胞内水分充足可维持细胞的紧涨度（即膨胀），可使植物维持其挺拔姿态，利于各种生命活动进行。例如，叶片展开利于充分吸收阳光，进行光合作用；花朵开放，便于传粉受精；根系伸展，便于吸水、吸肥等。

（五）水具有重要的生态意义

水具有特殊的理化性质，例如，水具有很高的比热容和汽化热，使富含水分的植物体温度不致因环境温度的骤变而变化，冬天可用越冬灌水方法来提高冬小麦抗寒性，高温干旱时，也可通过灌水来调节植物周围的温度和湿度，改善田间小气候，同时水的高汽化热可降低体温，减少烈日对植物的伤害。

三、植物体内水分存在的状态

水分在植物体内的作用，不但与其数量有关，而且也与其存在状态有关。

植物体内的水分通常以自由水和束缚水两种状态存在。所谓束缚水是指被原生质胶体颗粒紧密吸附或存在于大分子结构空间的水，它们不能移动，不起溶剂的作用，不参与代谢活动，与植物抗逆性有关。自由水是指能自由移动并起溶剂作用的水，自由水能参与各种代谢活动，其数量

决定了植物的代谢强度。植物细胞内的自由水与束缚水的相对含量决定了原生质胶体的存在状态。自由水相对含量高,束缚水相对含量低,则原生质胶体呈溶胶状态,代谢活跃,抗逆性差;反之,则原生质胶体呈凝胶状态,代谢弱,抗逆性强。例如休眠的种子,休眠芽自由水含量极低,束缚水相对含量高,原生质胶体呈凝胶状态,抗逆性极强。

第二节 植物细胞对水分的吸收

植物的一切生命活动都是在细胞中进行的,因此,要了解植物对水分的吸收,必须首先弄清楚细胞对水分的吸收。

细胞吸水有两种方式:没有液泡的细胞(例如幼嫩的分生组织或干种子的贮藏细胞)主要靠吸涨作用吸水,已形成液泡的成熟植物细胞主要靠渗透作用吸水。植物细胞以渗透吸水为主。但不管是哪种吸水方式,都与水的自由能、水势有着密切的关系。

一、水势

根据热力学原理,系统中物质的总能量可分为束缚能和自由能。束缚能不能转化为做功的能量,而自由能是指在恒温恒压条件下,体系能做有用功的那部分能量(例如,用于分子扩散的能量,用于化学反应的能量)。每摩尔物质所具有的自由能就是该物质的化学势。一般而言,水的化学势就是水势,衡量的是能量变化。但在实际应用时,测定能量变化比测定压力变化困难得多,因此,在植物生理学中,通常将水的化学势除以水的偏摩尔体积代表水势。即水势是指每偏摩尔体积的水的化学势。水势可用符号 ψ(psi,希腊字母)表示,水势的单位为帕(Pa)或兆帕(MPa),它与过去常用的压力单位巴(bar)或大气压(atm)的换算关系是:1 bar = 10^5 Pa = 0.1 MPa = 0.987 atm。

纯水的自由能最大,化学势最大,水势也最高。因水势的绝对值无法确定,故人为地将纯水的水势规定为零。对任何一个含水体系来说,内部因素和环境因素的改变均会影响水势的大小。如当纯水中加入溶质时,由于溶质颗粒降低了纯水的自由能,纯水的水势就会变小。因此,含有任何溶质的溶液水势均小于零,且浓度越大,水势越低。水势可以通俗地理解为水分移动的趋势,水分总是由高水势的地方移向低水势的地方。

二、渗透吸水

渗透吸水是指植物细胞通过渗透作用而进行的吸水过程。

(一)渗透作用

把蚕豆皮紧缚在漏斗上,注入蔗糖溶液,然后把整个装置浸入盛有清水的烧杯中,漏斗内外液面相平(如图 2-1A)。由于蚕豆皮是半透膜,所以整个装置就成为一个渗透系统。在一个渗

透系统中，半透膜两边的水分子是可以自由通过的，水分子移动的方向决定于半透膜两边溶液水势的高低。由于清水的水势高于蔗糖溶液的水势，烧杯中的清水便可通过半透膜进入漏斗内，而使漏斗内的液面上升，直至膜两侧水分子进出的速率相等，呈动态平衡（如图 2-1B）。这种水分从水势高的系统通过半透膜向水势低的系统移动的现象，称为渗透作用。半透膜及其两边具有一定水势梯度的溶液组成渗透系统。

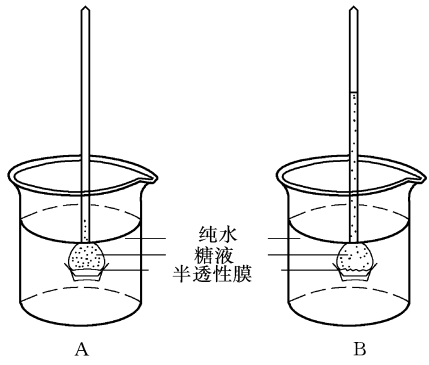


图 2-1　由渗透作用引起的水分子运动
A. 烧杯中的纯水和漏斗液面相平　B. 由于渗透作用，使烧杯内水面降低而漏斗内液面升高
（引自吴相钰等）

（二）植物细胞是一个渗透系统

细胞液是含有多种物质的水溶液，具有一定的浓度，可以把它看作是细胞内在的液体环境。包围在液泡外围的液泡膜、原生质和质膜，它们允许水分子和一些小分子物质自由通过，而其他物质则不易或不能透过，因此，可以将原生质层看作是半透膜。细胞壁主要由纤维素分子组成，水和溶质分子都比较容易通过，这样，细胞液、原生质层和环境中的溶液一起构成一个渗透系统，便会发生渗透作用。

如果把植物细胞置于清水或某一溶液中，由于液泡内细胞液与外液之间存在水势差，就会发生渗透现象。当液泡内的水势高于外界溶液的水势时，细胞内的水分就会不断外流，使细胞收缩，体积变小，由于细胞壁的伸缩性有限，而原生质层的伸缩性较大，当细胞继续失水时，原生质层便和细胞壁分离开来，这种现象被称为质壁分离（如图 2-2）。如果把已发生了质壁分离而尚未致死的细胞，重新放入水势较高的稀溶液或清水中，外界的水分会重新进入细胞，使细胞恢复原来的状态，这种现象称质壁分离复原。若质壁分离过分严重，在短时间内不能复原，就会造成苗木的“烧伤”。例如，施肥浓度过高或土地盐碱过重等烧苗，就是因为土壤溶液水势低于根细胞的水势，使根毛细胞不能吸收土壤水分，而且根细胞水分还会渗入土壤中，当水分外渗严重时，就会造成植株死亡。

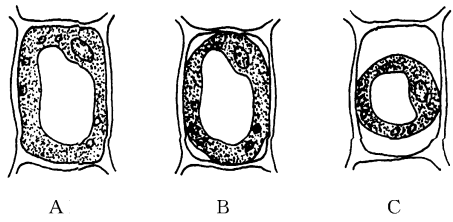


图 2-2　植物细胞的质壁分离现象
A　正常细胞　B　初始质壁分离　C　完全质壁分离
（引自潘瑞炽等）

质壁分离现象表明：① 在短时间内，原生质层只让水分子等小分子物质通过，而不让大分子物质通过，即原生质层具有半透膜的性质；② 只有活细胞才发生质壁分离，死细胞由于原生质层失去了半透膜的性质，因此，不能发生质壁分离，故可利用质壁分离现象来判断细胞的死活；③ 可以测定物质透过细胞膜的难易程度，即表示膜透性的大小；④ 可以测定细胞的渗透势。

（三）植物细胞的水势

植物细胞与一个开放的溶液体系不同，它外有细胞壁，内有大液泡，液泡中有溶质，细胞中还

有多种亲水衬质,这些都会对水势产生影响。因此,植物细胞水势要比溶液水势复杂。但一般来说,植物细胞水势主要是由溶质势、压力势和衬质势三部分组成。

1. 细胞的溶质势(ψ_s)

植物细胞中含有大量的溶质,其中主要是存在于液泡中的无机离子、糖类、有机酸和色素等,悬浮在细胞液中的蛋白质、核酸等高分子物质也可视为溶质。由于细胞中溶质的存在而引起的水势下降值称为溶质势(ψ_s)。细胞液所具有的溶质势是各种溶质势的总和。溶质势表示了溶液中水分潜在的渗透能力的大小,因此,又称为渗透势。溶质势低于纯水的水势,为负值。细胞液越浓,溶质势越低,植物细胞的溶质势会因植物种类而不同,一般陆生植物叶片细胞的溶质势是-2~-1 MPa,旱生植物叶片细胞的溶质势可以降到-10 MPa,凡影响细胞液浓度的内外条件,都可引起溶质势的改变。

2. 细胞的压力势(ψ_p)

压力势是由于压力的存在而使水势改变的数值。当植物细胞吸水膨胀时,会对细胞壁产生一种压力,称膨压,细胞壁受到膨压的作用产生反作用力,作用于原生质体,使细胞溶液自由能增加,从而提高细胞的水势,因此,压力势通常为正值。草本植物叶片的压力势在温暖天气的午后一般为0.3~0.5 MPa,晚上则达1.5 MPa,只有在特殊情况下,例如蒸腾强烈时,压力势才可能是负值。

3. 细胞的衬质势(ψ_m)

衬质势是指细胞中的亲水物质,例如蛋白质、淀粉和纤维素等对自由水的束缚而引起水势降低的数值。衬质势也是一个负值,且胶体亲水性越强,衬质势绝对值越大。被水分充分饱和的细胞,衬质势与原生质的溶质势相等,所以一般忽略不计。

典型植物细胞的水势可表示为:

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p + \psi_m$$

有液泡的细胞和无液泡的细胞体系组成不同,因此在水势组成上也有差异。

成熟的植物细胞具有液泡,其含水量较高,衬质早已被饱和,不再具有吸水的能力,ψ_m 可忽略不计,因此细胞水势公式可用下式表示:

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

三、吸涨吸水

吸涨吸水是指通过吸涨作用而进行的吸水过程,亲水性胶体物质吸水膨胀的现象称为吸涨作用。

对于未形成液泡的细胞,如分生组织、干燥种子的细胞来说,由于无液泡,$\psi_s=0$,$\psi_p=0$,所以它们的水势就等于衬质势,即 $\psi=\psi_m$。细胞的衬质势驱使种子通过吸涨作用,从环境中吸取水分,因此,吸涨吸水是依赖低的衬质势而引起吸水的。吸涨能力的强弱与胶体的亲水性有关,如蛋白质与水的亲和力大于淀粉,所以蛋白质种子如大豆在吸涨时体积增大明显超过以淀粉为主要成分的禾谷类种子。吸涨吸水与细胞的代谢活动无直接关系,所以又称非代谢性吸水。

植物细胞能否从环境中获取水分,取决于细胞与外界环境的水势差。当细胞水势高于外界

环境时,细胞失水;反之,当细胞水势低于外界环境时,细胞吸水;当细胞水势与外界水势相等时,水分保持动态平衡。

四、相邻细胞间水分的移动

相邻细胞间水分的移动也遵循从高水势向低水势移动,直至双方水势相等的原则。

例如表 2-1 中,A 和 B 为相邻两细胞:

表 2-1　相邻两细胞间水分移动情况

A	B
$\psi_s = -12$ Pa	$\psi_s = -20$ Pa
$\psi_p = +6$ Pa	$\psi_p = +10$ Pa
$\psi_w = -6$ Pa	$\psi_w = -10$ Pa
水分移动方向	

因为细胞 A 的水势高于细胞 B,所以细胞 A 的水分流向细胞 B。两个细胞间的水势差越大,水分移动越快。当多个细胞连在一起时,如果一端细胞水势较高,另一端较低,水便从水势高的一端移向水势低的一端,例如叶片由于不断蒸腾而散失水分,水势较低,根部细胞因不断吸水,水势较高,所以,植物的水分总是沿着水势梯度从根输送到叶。

一般来说,植物细胞的水势高低因植物种类、器官组织和生长环境而有一定差异。盐碱地植物的水势一般低于陆生植物,叶低于根,根低于土壤。

第三节　植物根系对水分的吸收

一、根系吸水的部位

根系吸水的部位主要在根的尖端,即根尖。根尖是指从根的尖端到着生根毛的部位,是根中生命活动最旺盛的部分,根的吸收、合成和分泌等作用主要在根尖进行。根尖从顶端往上依次可分为根冠、分生区、伸长区和根毛区四个部分(如图 2-3)。

1. 根冠

根尖最前端由薄壁细胞组成的帽状结构为根冠。其外层细胞能分泌黏液润滑根冠表面,使根尖易于在土壤颗粒间进行伸长生长,并形成一种吸收表面,促进离子交换、溶解,便于吸收;另外,根冠中央细胞内含有一种被称为平衡石的造粉体,可促进根的向地性生长。

2. 分生区

分生区是分裂产生新细胞的部位,长约 1～3 mm,位于根冠内方,其分裂的细胞少部分补充到根冠,以补偿根冠因受损而脱落的细胞,大部分细胞伸长、分化,成为伸长区的部分,同时,仍有

一部分细胞保留在分生区，继续进行分裂。

3　伸长区

伸长区位于分生区上方，细胞逐渐停止分裂，呈纵向伸长，体积增大，液泡化程度加强，其伸长使根尖不断向土壤深处推进，使根不断转移到新的环境，吸收更多的营养物质。伸长区后方的内部组织开始分化，向成熟区过渡。

4　根毛区

根毛区位于伸长区上方，细胞停止伸长，已分化成各种成熟组织，故又称成熟区，该区表面密生根毛。据统计，玉米根每平方毫米有根毛425根，苹果有300根。由于根毛大量形成，大大增加了根的吸收表面，因此该区是根部行使吸收功能的主要部位；根毛的存在还改善了根与土壤颗粒的接触，加强了根系的固着力。在移栽过程中，为保证移栽成活率，减少根毛损伤，最好采取带土移栽的方式。

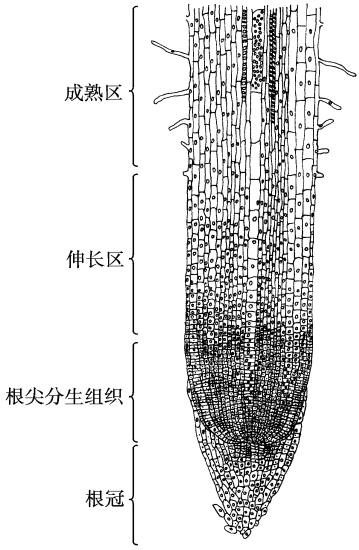


图2-3　根尖纵切面

根毛是由表皮细胞壁向外突出生长而形成的，寿命一般为2～3周或更短，当老的根毛死亡时，伸长区细胞即形成新的根毛来补充。所以，根毛区的长度基本是恒定的，且随根尖的向前推进，根毛区的位置也不断前移，从而使根得以顺利地吸收水分和养料，但在土壤干旱的情况下，根毛会发生萎蔫而枯死，从而影响吸收。因此，在植物栽培中，应注意水分的供给。

从根尖各区的结构和功能看出，根毛区的吸水能力最强。这是因为：① 根毛的存在不仅大大扩大了根吸收水分的面积，而且由于根毛外壁有果胶质覆盖，黏性强，使根能够更紧密地接触土壤颗粒，有利于水分的吸收。② 根毛区的输导组织发达，对水移动的阻力小，吸收的水分可及时得到运送。而根的其他部位，或者木栓化程度高，水分难以进入，或者输导组织不发达或未形成，水分运输阻力大。因此，在移栽时应尽量保护根毛，以免引起植株萎蔫和死亡。

二、根系吸水的途径与动力

(一) 根系吸水的途径

植物根部吸收水分主要通过根毛，根毛区的横切面由外而内可分为表皮、皮层和维管柱三部分（如图2-4）。

1　表皮

表皮由一层排列紧密的薄壁细胞构成，其中部分表皮细胞外壁突出形成根毛。

2　皮层

皮层由薄壁细胞构成，靠近表皮的几层排列紧密，中间的排列疏松，主要起通气和贮藏营养作用。皮层最内方有一层形态结构和功能都较特殊的细胞，称内皮层，其细胞的径向壁和上下横

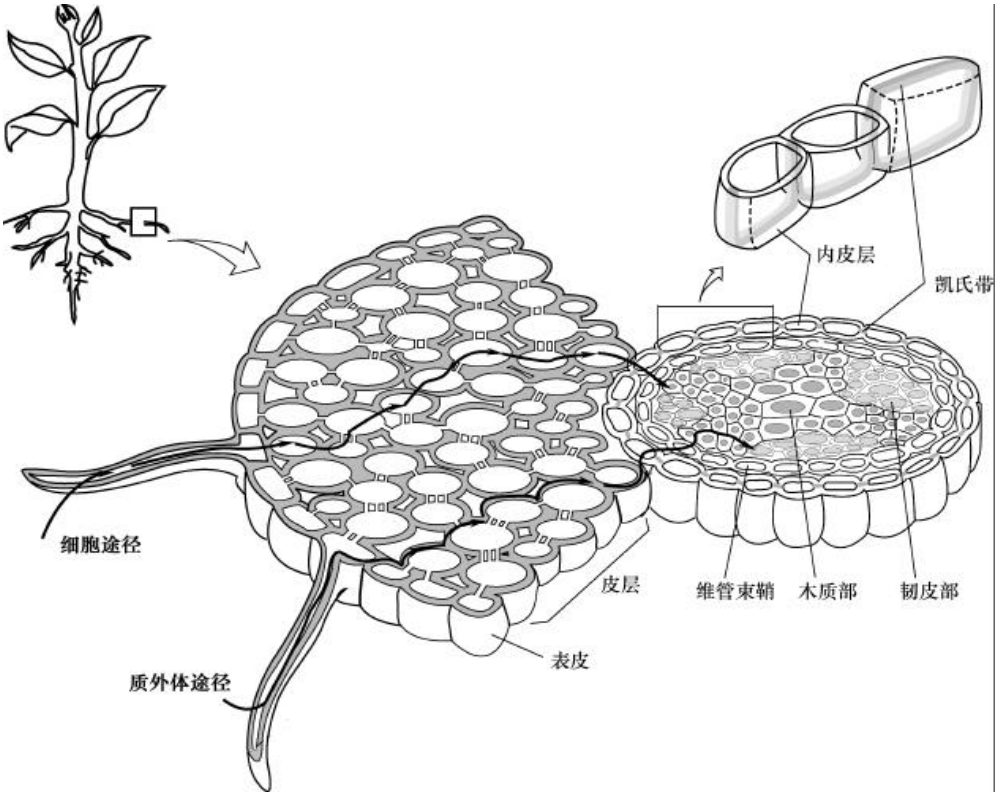


图 2-4　双子叶植物根横切面示意图
(引自 N M. Holbrook,2002)

壁有带状的木质化和栓质化加厚区域,称凯氏带(如图 2-5)。在横切面上,因呈点状突起,故称凯氏点。位于凯氏带处的质膜较厚而平滑,连同细胞质紧贴于凯氏带上,即使质壁分离时也不分开,这样的结构阻断了皮层与中柱间的质外体运输,使进入中柱的溶质只能通过内皮层的原生质体,使根能进行选择性吸收,同时防止中柱里的溶质倒流至皮层,以维持维管组织中的流体静压力,使水和溶质源源不断地进入导管。

一般具有次生生长的双子叶植物和裸子植物的内皮层常停留在薄壁状态,细胞壁不再继续增厚;而大多数的单子叶植物和部分的双子叶植物,其内皮层细胞壁在发育的早期为凯氏带形式,以后进一步发育成五面加厚的细胞,即内皮层细胞的上、下壁,径向壁和内切向壁全面加厚,在横切面上内皮层细胞壁呈马蹄形,例如小麦(如图 2-6)、鸢尾等。单子叶植物的根,在细胞壁增厚的内皮层细胞中留有薄壁的通道细胞,以此控制物质的转运。

3　维管柱

维管柱又称中柱,双子叶植物、裸子植物包括中柱鞘、初生韧皮部、初生木质部和维管形成层四部分,单子叶植物包括中柱鞘、初生韧皮部和初生木质部三部分。

4　中柱鞘

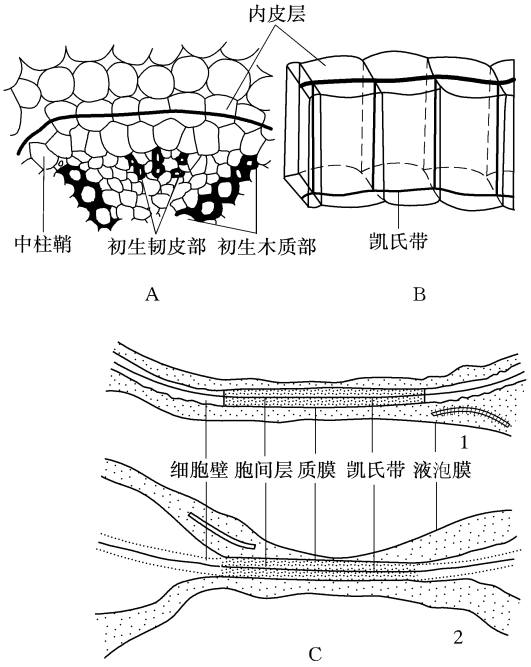


图 2-5　内皮层的凯氏带

A　根的部分横切面，示内皮层的位置，内皮层的横向壁可见凯氏带　B　三个内皮层细胞立体图解，示凯氏带出现在横向壁和径向壁上　C　两个相邻内皮层细胞横切面，示凯氏带部分的超微结构
1　正常细胞中，凯氏带部位质膜平滑，而其他处质膜呈波纹状　2　质壁分离后的状况，凯氏带处的质膜仍与壁黏连，而其他处质膜与壁分离
（引自李扬汉）

中柱鞘紧靠内皮层，由一层或数层薄壁细胞构成，有潜在分裂能力，在适当的条件下能分裂分化形成侧根、不定根、不定芽、部分形成层和木栓形成层。

5　维管束

双子叶植物的维管束由初生木质部、维管形成层和初生韧皮部构成，单子叶植物的维管束由韧皮部和木质部构成。初生木质部呈辐射状排列，不同的植物维管束数目不同，例如蚕豆为 4 束，萝卜为 2 束，棉花为 4～5 束，苹果为 5 束，小麦为 8 束，木质部主要功能是输送水分和无机盐。初生韧皮部位于初生木质部辐射角之间，两者呈相间排列，束数与初生木质部相同，主要功能是输送有机物质。双子叶植物中初生木质部与初生韧皮部之间

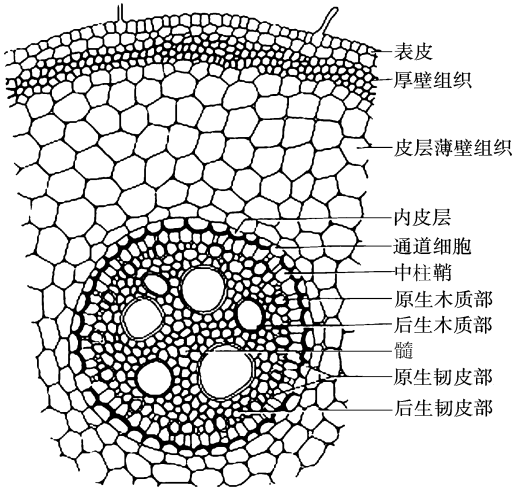


图 2-6　小麦根的横切面

有几层薄壁细胞，为形成层的组成成分，形成层细胞分裂使根增粗；少数双子叶植物根的中央部分为由薄壁细胞所组成的髓，但绝大部分植物根的中央被初生木质部所占满。

从以上结构看出，水分经根毛、皮层和内皮层，再经中柱鞘进入导管，其中通过了共质体和质外体两种途径，首先是质外体途径，水通过细胞壁和细胞间隙扩散进入植物体内部；其次是共质体途径，水通过胞间连丝从一个细胞的细胞质进入另一个细胞的细胞质；当然也可两种途径交替进行。在根中，因内皮层上有木栓化的凯氏带存在，质外体常常是不连续的，可分为内皮层外质外体和内皮层内质外体。水分由内皮层外质外体进入内皮层内质外体必须通过内皮层的共质体途径才能实现（参照图 2-4）。

（二）根系吸水的动力

根系吸水并使水分沿导管上升的动力有两种，一种是根压，另一种是蒸腾拉力。但无论是哪一种力量，其基本原理仍然是由细胞水势和外液水势所造成的水势梯度引起的吸水。

1. 根压

根压是由根部活细胞的代谢作用所引起的吸水动力。这种吸水过程与根系的代谢密切相关，因此，称作主动吸水。例如，在春天将植物的茎在近地面处切断，就会从切口处流出质液，这种现象称为“伤流”，流出的汁液称为伤流液。如果在切口处套上橡皮管与压力计相接，压力计就会显示出一定压力（如图 2-7）。

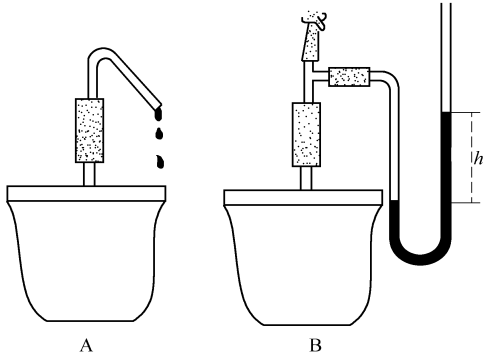


图 2-7　伤流和根压示意图

A. 伤流　B. 根压

伤流现象在草本植物中比较普遍，例如瓜类、玉米、向日葵和番茄等。木本植物如葡萄、桑、槭树和核桃等较为明显。因此，这些树木应避免在春季修剪和嫁接，以免失水过多和造成感染。伤流液不单纯是水，还含有糖类、含氮物质、有机酸及少量矿质元素等。根据伤流液的量可判断根系代谢能力的强弱。

在温暖湿润的条件下，如果土壤水分充足，在健壮的完整植物的叶尖（单子叶植物）或叶缘（双子叶植物）会有水珠溢出，这种现象称为“吐水”（如图 2-8）。吐水也是根压的一种表现。一些草本植物，例如金莲花、倒挂金钟、凤仙花、番茄和草莓等及许多禾本科植物都具有吐水现象，有些树木，例如稠李、柽柳、山杨和柳树等吐水现象也较显著。

伤流和吐水都是由根压引起的。由于根压与根系的代谢活动密切相关，由此，在低温、缺氧等抑制根系呼吸的情况下，吐水和伤流都会受抑制。只有在土壤含水量适中，通透良好，地温适当，根系代谢能力加强的情况下，植物才能产生吐水现象，所以吐水可作为实施某些栽培措施的参考。

根压是根系吸水和水分上升的动力之一。但植物的根压一般只有 1～2 个大气压（1 atm＝101325 Pa），只能使水上升 20 m 左右的高度，只有在早春树叶尚未展开时，蒸腾较弱的情况下，树木才主要依靠根压吸水和进行水分运输。一般情况下，蒸腾拉力才是根系吸水和水分运输的主要动力。

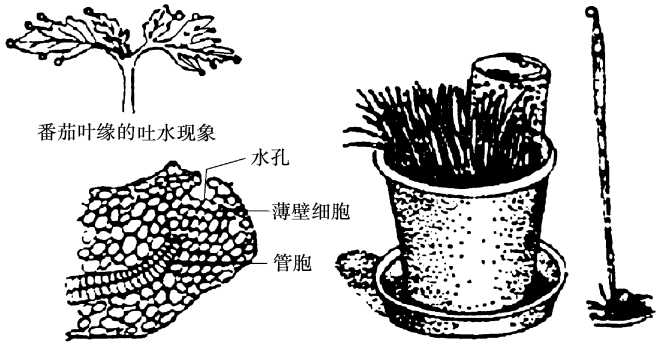


图 2-8　吐水现象

2　蒸腾拉力

当叶片蒸腾失水时，叶细胞水势降低，即从叶脉导管吸取水分，由此引起叶脉导管失水，水势下降，叶脉导管和茎导管、根导管相通，而且它们都是中空的死细胞，水在其中形成一连续的水柱，由于叶细胞不断向导管中吸水，水分不断沿导管上升，最终引起根系从土壤中吸取水分，这种由于蒸腾作用产生的一系列水势梯度使水分沿导管上升的力量称为蒸腾拉力（如图 2-9）。在蒸腾强烈的情况下，蒸腾拉力可达十几个大气压，这是植物，特别是高大的树木吸水和水分传导的主要动力。这种吸水完全是由于蒸腾失水而产生的蒸腾拉力引起的，对于根系来说，是一个被动的物理过程，所以称为被动吸水。

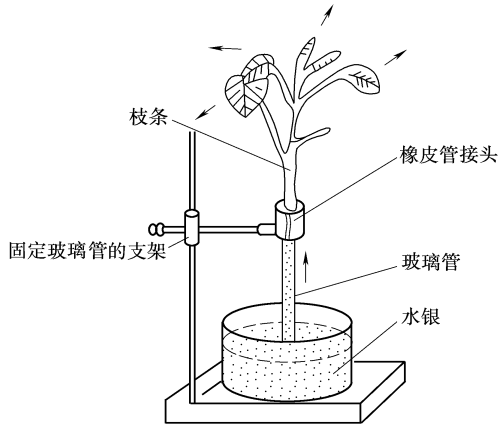


图 2-9　蒸腾拉力示意图

三、影响根系吸水的环境因素与调控

影响根系吸水的环境因子主要包括大气因子和土壤因子。其中大气因子是通过影响蒸腾作用而间接地影响根系吸水，而土壤因子对根系吸水的影响则是直接的。在此，我们只讨论土壤因子的影响。

（一）土壤可用水分

根系能否吸水取决于根系溶液水势与土壤水势的差值，只有土壤溶液水势高于根系溶液水势时，植物根系才能吸水。一般情况下，根系水势总是低于土壤水势，植物根系能从土壤中吸收

水分。但当植物根系所吸收的水分得不到及时补充时，植物就会出现萎蔫，萎蔫是指水分亏缺时，细胞失去紧涨状态，叶片和茎的幼嫩部分下垂的现象。如果当蒸腾速率降低后，萎蔫植株可恢复正常，则这种萎蔫称暂时萎蔫；若蒸腾很弱萎蔫植株仍不能恢复正常，则称永久萎蔫。永久萎蔫的实质是土壤的水势低于植物根系的水势，只有增加土壤中可利用水，提高土壤水势，才能消除永久萎蔫。永久萎蔫如持续下去就会引起植株死亡。

(二) 土壤温度

土壤温度与根系吸水关系很大，低温会使根系吸水能力明显下降。其原因一是低温使水分子运动速率减慢，原生质黏性增加，水在细胞间运行时阻力增加；二是低温使根系生长缓慢，吸收面积减少；三是低温使根系代谢活动减弱，呼吸作用减弱，影响主动吸水。低温影响根系吸水的程度，随植物种类的不同而异，一般说来，喜温植物和生长旺盛的植物根系受影响大，例如棉花、柑橘和甘蔗，只要土壤温度低到 5℃以下，吸水就显著下降，黄瓜当土壤温度低于 10℃时，就可能出现萎蔫。炎夏中午若骤然用冷水灌溉，因土壤温度突然下降，根系功能下降，吸水困难，而地上部蒸腾失水强烈，会导致植物体内水分平衡失调，植株萎蔫。因此，炎夏季节灌溉在早晨或傍晚为宜，地下冷水需经一段流程，待温度提高后，再用以灌溉。

土壤温度过高，对根系吸水也不利。土壤温度过高会增加根的木质化程度，加速根的老化，还会使根细胞内酶类钝化，使根系代谢失调，丧失吸水功能。因此，进行温室、塑料大棚栽培及温床育苗时，必须采取适当措施，使土壤温度适宜。

(三) 土壤通气状况

土壤通气状况良好，O_2 供给充足，能促进根系对水分的吸收。有试验表明，用 CO_2 处理水稻、小麦和玉米幼苗的根部，可使其吸水量降低 14%～50%，如通 O_2 处理，则吸水量增加。这是因为，O_2 充足会促进根系有氧呼吸，不但有利于根系主动吸水，而且有利于根系生长，扩大吸收面积。而当田间淹水或土壤板结，通气不良时，迫使根进行无氧呼吸，产生酒精毒害根系，会降低根吸水能力。因此，植物一旦遭受水涝，需要及时开沟排水，保证根系及时得到充足的 O_2。在水稻栽培中，中耕耘田，排水晒田等措施的主要目的就在于增加根系周围的 O_2，减少 CO_2 以及消除 H_2S 等的毒害，以增加根系吸水、吸肥能力。在盆花栽培中，经常会出现因浇水过勤，而导致植物死亡的现象，其原因也在于通气不良。

不同的植物受土壤通气状况不良影响的差异很大，水生植物如莲藕、芦苇和茭白等在水分饱和的土壤中能正常生长，这与它们的结构和生理特性有关，一方面水生植物体内有较大的气腔，另一方面它们能忍耐无氧呼吸。而旱生植物如烟草、番茄等在水分饱和的土壤中则会发生萎蔫甚至死亡。

(四) 土壤溶液浓度

一般情况下，土壤溶液浓度较低，水势较高，根系易于吸水。但在栽培管理中，如施肥过多或过浓，也可使土壤溶液浓度增高，水势下降，阻碍根系吸水，甚至于会导致根系水分外流，而产生“烧苗”。所以，生产中施肥应提倡薄施、勤施。另外，盐碱地上的植物往往生长不良，也主要是土壤溶液浓度过高所致。

第四节 植物体内水分的散失——蒸腾作用

一、蒸腾作用的概念与生理意义

(一) 蒸腾作用的概念

植物体内的水分以气体状态散失到大气中去的过程称为蒸腾作用。与一般的蒸发不同,蒸腾作用是一个生理过程,它既受外界条件的影响,也受植物体本身的结构与生理状态的控制与调节。据估计,一株玉米一生需耗水 200 kg 以上,一亩水稻整个生长期间约需 3×10^5 kg 水,其中只有 1%左右水分用于体内物质代谢,其余绝大部分通过蒸腾作用散失掉了。

(二) 蒸腾作用的意义

蒸腾作用是植物重要的生理过程之一,其意义主要在于:

1. 蒸腾作用促进根系对水分的吸收及水分在植物体内的运输,特别是高大的树木,如果没有强大的蒸腾拉力,水分很难到达冠部。

2. 蒸腾作用促进矿质元素在植物体内运输和分配。根系所吸收的矿物质只有靠蒸腾流带动,才能分布到植物体各部分中去。

3. 蒸腾作用能够降低叶面的温度,减少呼吸消耗,防止光合系统被破坏。水具有非常高的汽化热,通过蒸腾过程,叶片可散失掉大量的热能。

4. 蒸腾作用有利于气体交换,促进光合作用。因为蒸腾作用时,气孔是开放的,开放的气孔成为 CO_2 进入的通道。

虽然植物在多方面受益于蒸腾作用,但过度的蒸腾,特别是在干旱缺水的状况下,也会造成植株水分的亏缺,影响植物的正常生长,甚至危及生命。因此,有时也需采取措施控制蒸腾,以维持水分的平衡。

二、蒸腾作用的方式

蒸腾作用方式有多种。幼小的植株,地上部分的全部表面均可发生蒸腾,但植物长大后,茎枝表面木栓化,虽可通过茎枝上的皮孔蒸腾,但蒸腾量甚微,只占总蒸腾量的 0.1%,植物蒸腾作用绝大部分是通过叶片进行的(如图 2-10)。叶片的蒸腾作用有两种方式:一是角质蒸腾,即通过叶表皮角质层的孔隙散失水分;二是气孔蒸腾。角质蒸腾与气孔蒸腾在叶片蒸腾中所占的比例与植物的生态条件和叶片年龄有关,幼嫩植株及水生植物,角质蒸腾占据比重大一些,而在成熟叶片中,角质蒸腾仅占总蒸腾量的 3%~5%,因此,气孔蒸腾是叶片蒸腾的主要方式。

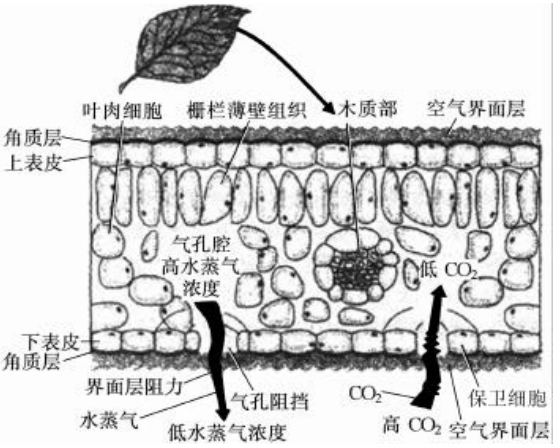


图2-10　叶片中水分蒸腾的途径

(一) 气孔的分布、大小和数目

气孔是叶表皮细胞分化而形成的小孔隙,位于其两侧的是保卫细胞。气孔可以通过调节其小孔的大小来控制气体进出叶子,当夜晚植物停止光合作用,无需从空气中获取 CO_2 时,气孔关闭从而避免了水分的散失;当阳光普照水源充足,植物进行光合作用需要大量 CO_2 时,气孔又会张开以满足光合作用对 CO_2 的需要;当水分发生亏缺时,气孔会维持较小的孔径甚至完全关闭,以避免脱水的伤害。

不同植物气孔数目和大小不同(如表2-2),气孔的分布也因植物种类、生态环境而异。阳生植物可达100～200个·mm^{-2},而阴生植物则只有40～100个·mm^{-2}。一般禾谷类植物如玉米、水稻、大麦和小麦等,上下表皮都有气孔分布,且数目大致相等;双子叶植物如马铃薯、蚕豆和番茄等,气孔主要分布在下表皮;而水生植物,如浮萍的气孔,则仅分布在上表皮。气孔很小,当叶片上的气孔全部开放时,其总和面积仅为叶表面积的1%左右。

表2-2　不同类型植物的气孔的数目和大小

植物类型	单位叶面积气孔数/(个·mm^{-2})	气孔口径/μm		气孔面积占叶面积比例/%
		长	宽	
阳生植物	100～200	10～20	4～5	0.8～1.0
阴生植物	40～100	15～20	5～6	0.8～1.2
禾本科植物	50～100	20～30	3	0.5～0.7
冬季落叶树	100～500	7～15	1～6	0.5～1.2
向日葵	58～156	22	8	3.13
玉米	52～68	19	5	0.82
番茄	12～130	13	6	0.85
苹果	400	14	12	5.28

引自王三根

(二) 气孔扩散的小孔定律

实验表明,通过气孔的水分的蒸腾量可以相当于与叶面积相等的自由水面蒸发量的50%,甚至达到100%。其原因在于水蒸气通过小孔的扩散速率不是与小孔的面积成正比,而是与小孔的周长成正比,这就是气体扩散的小孔定律,又称小孔扩散律。任何蒸发面上气体分子除经表面向外扩散外,还沿边缘向外扩散。由于沿边缘扩散的分子相互碰撞的机会少,所以从边缘扩散的速率比从中央部分要快,这种效应称边缘效应。当一定面积的蒸发面被划分为许多小的蒸发面时,尽管两者的总面积相等,但诸小孔的边缘效应远比一个大孔强得多,因此,蒸发速率也大为提高。

(三) 气孔运动

气孔是个自动的反馈系统,它按照一定的规律开张和关闭。气孔的开闭是通过保卫细胞来调节的,双子叶植物和大多数单子叶植物的保卫细胞呈肾形,细胞壁厚薄不均匀,靠气孔口的内壁厚,背气孔的外壁薄;水稻、小麦等禾本科植物保卫细胞呈哑铃形,中间部分壁厚,两端薄。另外,保卫细胞与表皮细胞相比,体积小,内含叶绿体,使气孔能随外界条件不同而发生启闭。对双子叶植物而言,当保卫细胞吸水,膨压加大时,外壁向外扩展,并通过保卫细胞壁上的微纤丝将拉力传递到内壁,使内壁向外弯曲,气孔就张开(如图2-11),相反,当保卫细胞失水时,气孔就关闭。禾本科植物的气孔运动与此类似,当保卫细胞吸水时,两端薄壁部分膨大,气孔张开;当保卫细胞失水时,气孔关闭。

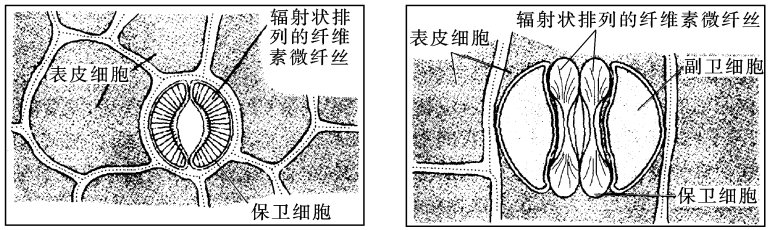


图2-11 植物的两类气孔

A. 双子叶植物 B 单子叶植物

引自Zaiz和Zeiger,1998

(四) 影响气孔运动的因素

凡是影响光合作用和叶子水分状况的各种因素,都会影响气孔的运动。

1 光

光照是影响气孔运动的主要因素,一般情况下,气孔在光照下张开,在黑暗中关闭。景天科等植物的气孔例外,白天关闭,夜晚张开。不同植物气孔开放所要求的光强不同,某些植物(例如烟草)要求很低,只需要完全日照的2 5%的光强,而其他植物的要求较高,在接近全光照时才能完全张开。气孔通常在光补偿点以下的光强下关闭。

2　温度

温度影响气孔运动没有光照那么明显。气孔的开度一般随温度的上升而增大，在30℃左右气孔开放达到最大，35℃以上高温会使气孔开度变小。低温（如10℃以下）时虽长时间光照，气孔仍不能很好地张开。

3　叶片含水量

白天蒸腾强烈，保卫细胞失水过多，即使在光照下，气孔还是关闭的。当叶片水分饱和时，表皮细胞含水量高，体积增大，挤压保卫细胞，故在白天气孔也会关闭。只有晴天后，叶片水势稍下降时，表皮细胞体积减小，气孔才张开。

4　二氧化碳

二氧化碳对气孔运动影响显著，低浓度二氧化碳促进气孔张开，高浓度二氧化碳能使气孔关闭，无论光照或黑暗条件下均是如此。

除以上因素外，某些化学物质也能调节气孔运动，例如醋酸苯汞、阿特拉津和脱落酸等可促进气孔关闭，激动素却能使气孔张开。

阅读材料2-1：气孔运动机制

气孔运动是受保卫细胞的水势控制的，而保卫细胞的水势变化，又是保卫细胞与副卫细胞或其周围的表皮细胞的水分进行渗透调节引起的。关于气孔运动机制有三种学说（如图2-12）。

1　淀粉-糖转化学说

气孔运动与保卫细胞的光合作用有着密切关系。保卫细胞中有叶绿体，在光下可进行光合作用，消耗CO_2，从而引起保卫细胞pH升高（pH6.1～7.3），促使淀粉磷酸化酶水解淀粉为可溶性糖，保卫细胞水势下降，表皮细胞或副卫细胞的水分便进入保卫细胞，气孔张开。在黑暗中则相反，呼吸产生的CO_2使保卫细胞pH下降（pH2.9～6.1），促使淀粉磷酸化酶将可溶性糖转变为淀粉，水势升高，保卫细胞失水、气孔关闭。

2　无机离子吸收学说

保卫细胞质膜上有ATP质子泵，水解由光合磷酸化或氧化磷酸化产生的ATP，将H^+分泌到保卫细胞外，使得保卫细胞pH升高，同时使保卫细胞内侧负电荷增多，驱使K^+从表皮细胞经过保皮细胞质膜上的钾通道进入保卫细胞，再进入液泡，与此同时伴随着Cl^-吸收以维持保卫细胞的电中性。保卫细胞中积累较多的K^+和Cl^-，水势下降，吸水，体积膨胀，气孔开放。

3　苹果酸生成学说

细胞质中的淀粉经过糖酵解作用产生磷酸烯醇式丙酮酸（PEP），在PEP羧化酶作用下，与HCO_3^-作用形成草酰乙酸，进一步还原为苹果酸进入液泡，降低液泡水势，水分进入保卫细胞，使气孔张开。

归纳起来，糖、K^+，Cl^-和苹果酸等进入液泡，使保卫细胞水势下降，吸水膨胀，气孔就张开。

三、蒸腾作用的指标

蒸腾作用的强弱，可以在一定程度上反映植物的水分代谢状况。衡量蒸腾作用强弱常用的指标有：

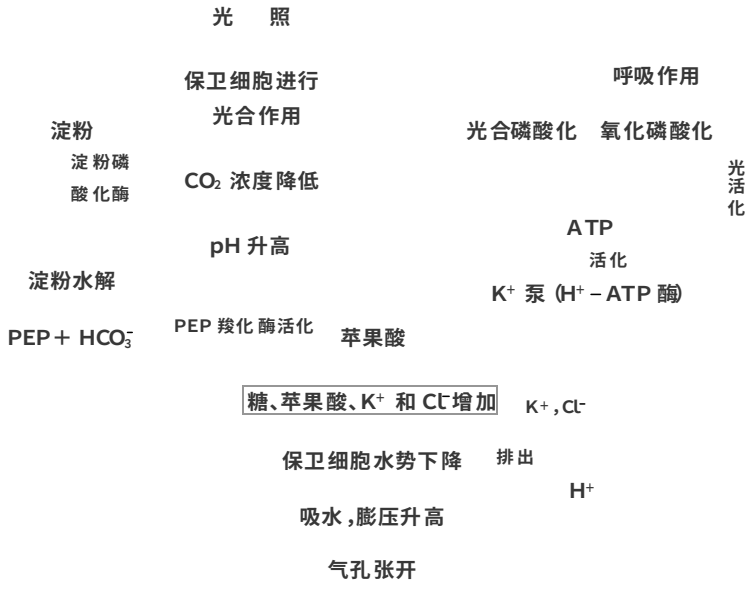


图 2–12　气孔运动机制图解

1. 蒸腾速率

蒸腾速率又称蒸腾强度，是指植物在单位时间内，单位叶面积所散失的水量。常用单位：$g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$，$mg \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$。大多数植物白天蒸腾速率为 15～250 $g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$，夜间为 1～20 $g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$。

2. 蒸腾效率

蒸腾效率是指植物每蒸腾 1 kg 水时所形成的干物质量，常用 $g \cdot kg^{-1}$ 表示。一般植物的蒸腾效率为 1～8 $g \cdot kg^{-1}$。

3. 蒸腾系数

蒸腾系数又称需水量，指植物每制造 1 g 干物质所消耗水分的质量，是蒸腾效率的倒数。一般植物的蒸腾系数是 125～1 000 g。通常草本植物蒸腾系数高于木本植物，例如草本植物玉米为 370 g，小麦为 540 g，木本植物白蜡树为 85 g，松树约 40 g。蒸腾系数越小，表示植物利用水分的效率越高。

四、影响蒸腾作用的内外因素与调节

蒸腾作用实际上是分两步进行的：第一步是位于气孔下腔周围的叶肉细胞的细胞壁中的水分在细胞表面进行蒸发，第二步是水蒸气经气孔下腔和气孔扩散到叶面的边界层，再通过边界层扩散到大气中去（如图 2–13）。因此，蒸腾速率取决于水蒸气向外扩散的动力和扩散途径中所遇到的各种阻力。凡是影响到气孔阻力、边界层阻力和叶片－大气气压差的因素都会影响到蒸腾速率。

蒸腾速率与叶内外蒸气压差成正比，蒸气压差越大，蒸腾速率越快，反之则越慢。蒸腾速率

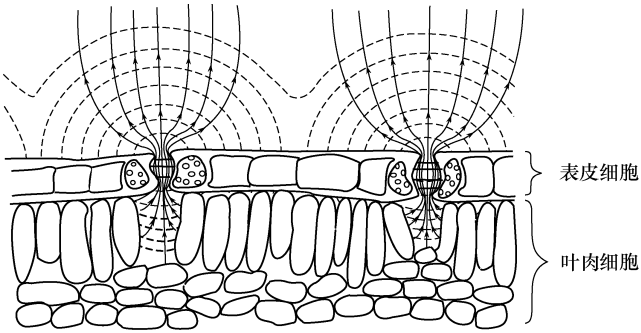


图 2-13　气孔蒸腾中水蒸气扩散途径的图解

水蒸气扩散途径以实线(箭头)表示,相等的水蒸气浓度界面以虚线表示

与气孔开度和边界层阻力成反比,气孔开度越大,边界层越薄,蒸腾越快,反之则越慢。

(一) 内部因素对蒸腾作用的影响

1　气孔频度

1 mm^2 叶片上的气孔数称气孔频度,气孔频度大,蒸腾强。

2　气孔开度

气孔开度大,蒸腾强;气孔开度小,蒸腾弱。

3　气孔大小

气孔孔径大,内部阻力小,蒸腾强;孔径小,蒸腾弱。

4　气孔结构

气孔下陷的,边界层相对加厚,蒸腾慢。

5　气孔下腔

气孔下腔容积大,叶内外蒸气压差大,蒸腾快。

(二) 外界条件对蒸腾作用的影响

1　光照

光照是影响蒸腾作用的最主要外界条件,光照促使气孔开放,减少气孔阻力,从而增强蒸腾。其次,光照还可以提高叶温和气温,增加叶内外蒸气压差,加快蒸腾。

2　温度

温度升高,水分子的汽化扩散加快,叶内外的蒸气压差加大,蒸腾加强,但当气温过高时,叶片过度失水,影响光合作用,气孔会关闭,使蒸腾减弱。在炎热夏季的中午,气孔会暂时关闭,以减少水分的散失,这也是植物对外界环境的一种适应。

3　大气湿度

大气湿度大,叶内外蒸气压差就小,蒸腾变慢,所以,在阴雨及空气湿度大的天气,植物蒸腾作用较晴天弱得多。

4　风

微风可促进叶面水蒸气的扩散,促进蒸腾,但强风则会使叶温降低,气孔关闭,内部阻力加大,蒸腾减弱。

(三) 降低蒸腾速率的途径

在生产实践中,我们应尽可能维持植物体的水分平衡。为此,一方面要促进根系的生长,增强植物吸水能力;另一方面要降低蒸腾速率,以免蒸腾强度过大,水分供应不上而致使植物枯萎,这在干旱环境中尤为重要。

减慢蒸腾速率的途径总的说来包括两方面:一方面是栽培管理方面的措施,在干旱地区尽量选择抗干旱能力较强的植株种类或品种;栽植密度要适当,保持适宜的叶面积系数,果树等要适当修剪,保持合理的株型或树形也可降低水分的消耗;在炎热的夏季,苗木、花卉要注意适当遮荫、覆盖及喷水降温。另外,在移栽树木时要尽量保护根,适当去掉一部分枝叶,并注意浇水和遮荫。上述措施都可不同程度地降低蒸腾速率,有利于保持植物体内的水分平衡。

另一方面是化学调控,近年来,人们发现一些能够降低蒸腾速率而对植物的生长和光合作用影响不太大的化学物质,这些阻碍蒸腾作用的物质被称为抗蒸腾剂。抗蒸腾剂按其作用方式可分为三类:一类是薄膜性物质,喷洒于叶面可形成单分子薄膜,以遮断水分的散失途径,例如乳胶和石蜡等,喷后抑制蒸腾可达25%~40%左右。另一类是气孔开度抑制剂,例如黄腐酸、甲草胺(拉索)和二硝基酚(DNP)等,喷后可使气孔关闭或减小气孔开张度,从而降低蒸腾速率。第三类是反射性物质,例如高岭土、石灰粉等,喷洒后可对阳光起反射作用,降低叶面温度,减少蒸腾失水。

另外,人们试图在作物栽培实践中摸索一种有效的栽培措施。例如让大田土壤上层适当干旱,而土壤深层仍然有充足的水分,这样植物的生长不会受到明显限制,但是处在上层土壤中的根系,便会把水分亏缺的信息传到地上部位,调节气孔开度,减少蒸腾。这种方式是否比使用抗蒸腾剂更为有效,以及实践当中如何具体操作等尚在探索之中。

第五节 水在植物体内的运输

一、水分运输的途径和速率

陆生植物根系从土壤中吸收的水分除一小部分用于植物的代谢活动外,其余绝大部分都通过蒸腾作用散失到了大气中,在土壤-植物-大气的连续体系中,水分运输的具体途径是:土壤→根毛→皮层→内皮层→中柱鞘→根的导管或管胞→茎的导管→叶柄的导管→叶脉导管→叶肉细胞→叶细胞间隙→气孔下腔→气孔→大气(如图2-14),其中水势是以递减的形式分布的。

水分从土壤进入根内,沿着共质体和质外体两条途径进行,共质体运输是指从根毛到根部导管间以及从叶脉导管到气孔附近的叶肉细胞的运输,这些细胞都具有生活的原生质体,水分在其

间运输阻力大，所以运输速率慢，只有 10^{-3} cm·h^{-1}，一般只适合于短距离运输。质外体运输是指通过导管或管胞的长距离运输，导管是中空而无原生质体的长形死细胞，阻力小，运输速率快，一般为 3～45 m·h^{-1}。而管胞由于两管胞分子相连的细胞壁未打通，水分只能通过纹孔移动，所以速率比导管慢得多，不到 0.6 m·h^{-1}。同一株植物，白天水流速率大于晚上。

水分在植物体内除由下而上的运输外，还可沿维管束射线进行横向运输，当然这种运输速率很慢。

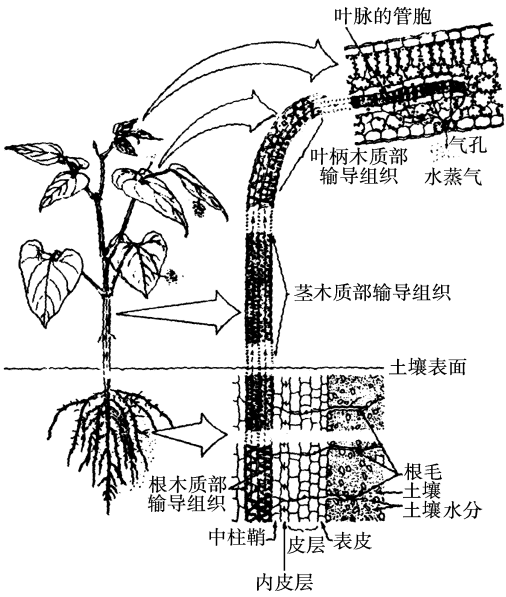


图 2-14　水分从根向地上部运输的途径
（引自 Thomas 等，1979）

二、水分运输的动力

水分在植物体内的运输动力有二：一是下部的根系的主动吸水，二是上部的蒸腾拉力。

如前所述，根压一般不超过 0.2 MPa，而 0.2 MPa 只能使水分上升 20.4 m。许多树木如望天树、桉树等高度远远超过 20.4 m，所以水分上升主要不是靠根系主动吸水，只有芽叶尚未舒放以前，大气相对湿度大，蒸腾作用很小时，主动吸水对水分上升才起较大的作用。

阅读材料 2-2　水分运输的机制

一般情况下，蒸腾拉力才是水分上升的主要动力。但蒸腾拉力是如何牵引水分子上升的呢？导管中的水柱为何可以克服重力的影响而形成连续水柱不中断呢？对此曾有过不少的实验研究，目前通常用爱尔兰人狄克逊提出的蒸腾流-内聚力-张力学说来解释。该学说认为相同分子之间有相互吸引的力量，称内聚力，水分子的内聚力很大，可达几十兆帕，叶片蒸腾失水后，便从下部吸水，所以水柱一端总是受到向上的拉力，另一端又由于重力的作用使水柱下降，这样上拉下坠使水柱产生张力，一般张力可达 -3.0 MPa，但由于内聚力远远大于水柱张力，同时，水分子与导管壁的纤维素分子间还有强大的附着力，所以维持了输导组织中水柱的连续性，使得水分不断上升。但导管水溶液中溶解有气体，是否会因气泡而中断水柱呢？实验发现，虽然空气进入导管腔，大水柱中断，但水流还可横向进入相邻的导管分子绕过气泡，形成一条旁路，再者，水分上升不需要全部木质部起作用，只要部分木质部输导组织畅通即可，老年树木茎内的许多木质部导管为气体所堵塞，往往无运输功能，但外围幼嫩的木质部水柱是连续畅通的。

第六节 合理灌溉的生理基础

一、作物的水分平衡

植物体内水分得失之间的变化有三种可能性:水分供求平衡,吸水大于蒸腾和吸水小于蒸腾。通常情况下,在土壤-植物-大气的连续体系中,土壤的水势总是高于植物体,而植物体的水势又高于大气,水分可依水势递减的方向由土壤转入植物体,再通过蒸腾作用散失于大气,虽然多变的环境条件经常对植物体内的水分状况产生各种影响,但由于植物长期适应环境,形成了独特的形态结构和生理机能,调节和制约着水分的吸收和散失,因此,通常情况下根吸收水分能及时补偿蒸腾失水和生长需水,植物体内水分基本呈动态平衡。但当干旱、久雨或土壤中含水量过高时,水分的这种动态平衡就会遭到破坏,植物生长就会受到影响。

干旱时,由于土壤中可利用水含量下降,根系无法从土壤中获取生长所需的水量,作物会呈现水分亏缺;冰涝时,由于呼吸不畅,根系吸水能力下降,同样会出现水分亏缺。轻度水分亏缺引起茎、叶萎蔫,光合能力下降,水分亏缺严重则使原生质黏性增加,代谢活动受阻,抑制作物的生长发育,最终都会使产量受到不同程度的影响。

土壤含水量较高时,根系吸收的水量超过蒸腾失水,组织就会嫩弱,抵抗力下降,以致营养生长过旺,生殖生长受抑制,引起倒伏,使作物减产。

在生产上,为保证高产,必须保持作物的水分平衡,水涝时及时开沟排水,干旱时进行合理灌溉。

合理灌溉的基本原则是用最少量的水取得最好的效果。我国是一个水资源比较贫乏的国家,合理灌溉,节约用水,发展节水农业在我国显得尤为重要,要做到这些就要深入了解作物的需水规律,掌握合理灌溉的时期、指标和方法。

二、作物的需水规律

(一) 不同作物对水分的需要量不同

实验证明,不同作物及同一作物的不同品种,需水量不同。在同样用水量的情况下,C_4 植物积累的干物质比 C_3 植物多 1~2 倍。作物对水分的需要量一般可根据蒸腾系数的大小来估计,作物的生物产量乘以蒸腾系数,即为理论最少需水量。例如某作物的生物产量为 $1\times10^5\ kg\cdot hm^{-2}$,其蒸腾系数为 600 g,则每公顷的总需水量为 $6\times10^7\ kg$,但在实际应用时,还应考虑土壤保水力的大小、降雨量的多少及生态需水等因素,实际灌水量一般要比上述数字大得多。

(二) 同一作物不同生育期对水分的需要量不同

同一作物在不同生育时期对水分的需要量也有很大差别。一般规律为:随着作物的生长和叶面积的增加,需水量不断增大。在作物苗期,由于蒸腾面积小,需水量较少,当作物进入生长期,需水量迅速增加,叶面积最大时,需水量达到高峰,当作物成熟时,需水量又迅速下降。每种作物都有需水高峰期,一般处于生长旺盛阶段,例如冬小麦有两个需水高峰期,第一个在冬前分蘖期,第二个在开花至乳熟期,大豆的需水高峰在开花结荚期,谷子的需水高峰在开花至乳熟期。

(三) 作物的水分临界期

水分临界期是指植物在生命周期中对水分缺乏最敏感,最易受害的时期,各种作物需水临界期不同,大多数出现在从营养生长向生殖生长的过渡阶段,例如小麦在拔节至抽穗期,棉花在开花至结铃期,玉米在抽雄至乳熟期。作物水分临界期缺水,会严重影响产量。

总之,作物需水规律随作物种类、生长时期、土壤、气候和生产力水平等诸多因素而变化,应当结合当地作物需水规律来学习。另外,作物需水量和作物耗水量之间有区别,作物需水量是指在适宜的环境条件(包括土壤水分和养分的充分供应)下作物正常生长发育达到或接近该作物品种的最高产量水平时所需要的水量,是一个理论值。耗水量又称实际蒸散量,是指具体条件下作物获得一定产量时实际所消耗的水量,是一个实际值。

三、合理灌溉增产的原因

作物要获得高产优质,就必须生长发育良好,合理灌溉不但能防止土壤干旱,而且能显著改善灌溉地上的气候条件,满足作物的生理需水和生态需水。据研究,灌溉后可改善下列生理状况:植株生长加强,光合面积增大,叶片寿命延长,光合速率提高,根系活力增强,改善光合"午休"现象,促进光合产物向经济器官运送和转化,提高产量。由此可见,灌溉可改善各种生理作用,特别是光合作用,所以增产效果十分显著。

灌溉除满足生理需要外,还能改变栽培环境,间接影响作物生长。早稻秧田在寒潮来临前深灌,起保温防寒作用;晚稻在寒露风来临前灌深水,有防风保温作用;在盐碱田地灌溉,还有洗盐和压制盐分上升的功能;旱田施肥后灌水,可起溶肥作用。

四、合理灌溉的指标

合理灌溉的首要问题是确定灌溉的适宜时期。决定灌溉时期可依据作物的形态、生理指标结合土壤墒情加以判断。

(一) 土壤指标

根系分布于土壤中,依据土壤的湿度决定是否灌溉,是一种较好的方法。一般作物正常生长发育的根系活动层为地表 0～90 cm,此区域内的含水量为田间持水量的 70%(即土壤用手抓起来能捏成团,放开又能松散)时,是较适宜的,当含水量低于 60%(即抓起来不能捏成团)时,应及

时进行灌溉。但由于灌溉的真正对象是作物,不是土壤,因此,最好以作物本身的情况作为灌溉的依据。

(二) 形态指标

我国自古以来就有看苗灌水的经验,即根据作物的外部形态确定是否需要灌溉。一般来说,作物缺水时,幼嫩的茎、叶会凋萎(水分供应不上),叶、茎颜色呈暗绿色(由于生长缓慢,使叶绿素浓度相对增大)或变红(干旱时,糖类的分解大于合成,细胞中积累较多的可溶性糖,会形成较多的花色素,色素在弱酸条件下呈红色)。例如,棉花在开花结铃时,棉叶呈暗绿色,叶片白天萎蔫,且植株不易折断,即应进行灌水。黄麻尾梢直,叶面粗糙,叶脉明显,表示麻株缺水,如中午麻梢凋萎,则表示已严重缺水,需要及时灌溉。灌溉形态指标虽易观察,但要多次实践才能掌握得好。

(三) 生理指标

当植物缺水时,生理指标可以比形态指标更及时、灵敏地反应体内水分状况,某一部位叶片细胞汁液的浓度、水势及气孔开度,都可以作为合理灌溉的生理指标。表 2-3 是几种不同作物灌溉生理指标的临界值。当有关生理指标达到临界值时,就应及时进行灌溉。

表 2-3　不同作物几种灌溉生理指标的临界值

作物生育期	叶片渗透势/MPa	叶片水势/MPa	叶片细胞液质量分数/%	气孔开度/μm
冬小麦				
分蘖—孕穗期	-1.1～-1.0	-1.0～-0.9	5.5～6.5	
孕穗—抽穗期	-1.2～-1.1	-1.2～-1.1	6.5～7.5	
灌浆期	-1.5～-1.3	-1.5～-1.4	8.0～9.0	
成熟期	-1.6～-1.3		11.0～12.0	
春小麦				
分蘖—拔节期	-1.1～-1.0	-0.9～-0.8	5.5～6.2	6.5
拔节—抽穗期	-1.2～-1.0	-1.0～-0.9	6.5～7.5	6.5
灌浆期	-1.5～-1.3	-1.2～-1.1	8.0～9.0	5.5
棉花				
花前期		-1.2		
花期—棉铃形成期		-1.4		
成熟期		-1.6		
蔬菜整个生长期			10	
茶树嫩梢生长期		-0.9～-0.8		

需要注意的是作物灌溉的生理指标因地区、时间、作物种类、作物生育期及部位而异,在实际应用时,应结合当地情况测出临界值,再指导灌溉。

阅读材料 2-3 :节水灌溉与现代节水农业

我国是一个人多地少,水资源相对紧缺的国家,随着社会经济的发展,城镇工业和生活用水

量不断增加,农业可用水量逐步减少,且我国农业灌溉用水效率低下和用水浪费的问题普遍存在,全国灌溉水利用率只有43%,大大低于发达国家灌溉水利用率70%～80%的水平,为保证我国农业稳产、高产,缓解水资源供需矛盾,大力发展节水灌溉已势在必行。

节水灌溉与传统大水漫灌相比,具有"节水、节能、省地、增产"的特点,据试验,喷灌可节水30%～50%,滴灌可节水50%～70%,喷灌可减少渠道占用耕地10%～20%,增产20%～30%,喷灌微灌是现代农业灌溉技术发展的方向。喷灌是借助动力设备把水喷到空气中形成水滴落到植物和土壤上。这种方法可解除大气干旱和土壤干旱,保持土壤团粒结构,防止土壤盐碱化,节约用水。但喷灌也有一定的局限性,例如作业受风影响,高温、大风天气不易喷洒均匀,喷灌过程中的蒸发损失较大等,而且喷灌的投资要高于一般地面灌水。目前,对于经济作物更倾向于发展微灌,因为微灌比喷灌更节水,灌水量更能精确控制,确保灌水适时适量。微灌包括滴灌、微喷灌、涌泉灌和地下渗灌。它是根据植物的需水要求,通过管道系统与安装在末级管道上的灌水器,将植物生长中所需的水分和养分以较小的流量均匀、准确地直接送到根部附近的土壤表面或土层中,水的有效利用程度更高,但微灌的工程投资也高,一般只适用于水果、蔬菜和花卉等产值高、收益高的经济作物,对于大田粮食作物,则不太适合。

20世纪90年代以来,随着全球定位系统(GPS)、地理信息系统(GIS)、农业应用电子技术和作物栽培有关模拟模型以及生产管理决策支持系统(DDS)技术研究的发展,"精准农业"已成为合理利用农业资源,提高农业作物产量,降低生产成本,改善生态环境的一种重要现代农业生产形式,采用精准灌溉,根据不同作物不同生育期间土壤墒情和作物需水量,实施实时精量灌溉,可大大节约水资源,提高水资源有效利用率。

小　结

水是植物生命活动不可缺少的条件,没有水就没有生命。水是植物的主要组成成分,它除了直接或间接地参与生理、生化反应之外,水所具有的特殊理化性质,可调节植物的体温和生态环境。植物体内的水分以自由水和束缚水两种形态存在,两者的比例与代谢强度和抗逆性强弱有着密切的关系。

水分移动需要能量做功。每偏摩尔体积水的化学势就是水势。水势由溶质势、压力势和衬质势组成,采用压力单位MPa。水分从水势高处通过半透膜移向水势低处,就是渗透作用。

细胞吸水有渗透吸水和吸涨吸水之分。具有液泡的植物细胞以渗透吸水为主,其水势组成为溶质势和压力势。无液泡的植物细胞以吸涨作用吸水,其水势为衬质势。细胞与细胞之间的水分移动方向,决定于两者的水势差,水分总是从水势高的细胞流向水势低的细胞,直到两者水势差为零。

土壤中可利用水主要是毛细管水,能被植物根系吸收。根系吸收水分最活跃的部位是根毛区,根系吸水可分为主动吸水和被动吸水。对绿色植物来讲,被动吸水是主要的。凡是影响主动吸水和蒸腾速率的内外条件,都影响根的吸水。

蒸腾作用在植物生活中具有重要的作用。气孔蒸腾是蒸腾作用的主要方式。其关键问题是

保卫细胞中溶质的增加,保卫细胞水势下降,向周围细胞吸水,气孔就张开。反之,则关闭。影响气孔蒸腾的主要环境因素有光照、温度和湿度,内部因素则以气孔开度为主。

灌溉的基本原则是用少量的水取得最好的效果。要进一步发挥灌溉的作用,就需要掌握作物的需水规律。作物需水量(蒸腾系数)因作物种类、生长发育时期不同而有差异。合理灌溉则要以作物需水量和水分临界期为依据,参照生理指标制定灌溉方案,采用先进的灌溉方法喷灌和滴灌。及时地进行灌溉是获得作物高产、稳产及品质改善的基本保证。

重要概念

自由水 束缚水 水势 渗透作用 主动吸水 被动吸水 根压 伤流 吐水 蒸腾拉力 蒸腾作用 蒸腾速率 蒸腾系数(需水量) 小孔扩散律 水分临界期 喷灌 滴灌

复习思考题

1. 简述水分在植物生命活动中的作用。
2. 植物体内水分存在的形式与植物的代谢、抗逆性有什么关系?
3. 用数学式表示出溶液水势的组分,并对各组分进行简单分析。
4. 什么是质壁分离现象,质壁分离是在什么条件下发生的?在什么条件下,能发生质壁分离复原,为什么?
5. 影响根系吸水的土壤因素有哪些?这些因素是如何影响的?
6. 为什么水涝或炎夏中午用地下水灌溉,都会引起植物萎蔫?
7. 为什么施用化肥过多植物会“烧根”?
8. 影响蒸腾作用的因素有哪些?这些因素是如何影响的?
9. 高大树木导管中的水柱为何可以连续不中断?假如某部分导管中水柱中断了,树木顶部叶片还能不能得到水分?为什么?
10. 为了提高移栽植物的成活率,需采取什么措施?为什么?
11. 什么是合理灌溉?合理灌溉为何可以增产和改善农产品品质?
12. 我国为何要提倡节水灌溉?节水灌溉有何意义?
13. 用蔗糖溶液测知甲、乙两个细胞初始质壁分离时的外液浓度分别为 0.25 mol·L^{-1} 和 0.35 mol·L^{-1},若两个细胞相邻,试判断在 25℃条件下细胞水分的移动方向;甲乙两细胞的 ψ_w,ψ_π,ψ 分别为多少大气压?多少巴?多少 Pa?

主要参考文献

1. 周云龙. 植物生物学. 北京:高等教育出版社,1999
2. 陈忠辉. 植物与植物生理. 北京:中国农业出版社,2001
3. 北京市农业学校. 植物与植物生理. 北京:中国农业出版社,1980
4. 王三根. 植物生理生化. 北京:中国农业出版社,2001
5. 武维华. 植物生理学. 北京:科学出版社,2003
6. 王忠. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,2000
7. 潘瑞炽. 植物生理学. 北京:高等教育出版社,2001
8. 孟繁静,刘道宏,苏业瑜. 植物生理生化. 北京:中国农业出版社,1995
9. 江苏农学院. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,1986

第三章　植物的矿质营养与氮素同化

教学目标要求

理论目标：

1　了解植物生物中的必需元素以及各种必需元素的生理作用与失调症。

2　理解植物对矿质元素的吸收运转分配规律，植物氮素营养特点与规律。

3　掌握施肥的基本原则。

技能目标：

1　掌握植物必需矿质元素的判断方法。

2　学会植物营养诊断原理与技术。

3　了解提高植物肥料利用效率的技术途径。

绿色植物在其生命活动中，除了需要水分以外，还需要各种矿质元素。这些矿质元素，有的是植物体的组成成分，有的具有调节生理代谢的功能，也有的兼备这两种功能。因此，矿质元素对植物来说是非常重要的。植物对矿物质的吸收、运转和同化过程，通常称为矿质营养。研究植物矿质的生理作用、吸收、运转和利用规律，有助于合理施肥，协调植物生理机能，改善植物营养，促进植物生长发育，达到高产、稳产、优质和低耗的目的。

第一节　植物必需的矿质元素

一、植物体内的元素

植物体是由有机物质和无机物组成的。如果将一定量的新鲜植物体放在105℃烘箱中烘干至恒重，则植物体所减少的质量为其水含量，剩下来的物质即干物质。水分一般占植物组织鲜重的10%～95%，干物质占5%～90%。干物质包括有机物质和无机物，在600℃高温下烘烤后，其中绝大部分有机物质中的碳、氢、氧和氮等元素以二氧化碳、水、分子态氮、氨、氮和硫的氧化物等气体形式挥发掉，剩下的不能挥发的残烬称为灰分，其中含有各种矿质的氧化物、硫酸盐、磷酸盐和硅酸盐等。构成植物灰分的元素称为灰分元素，由于它们直接或间接地来自土壤中的矿质盐，所以

又称为矿质元素。由于氮在燃烧过程中散失到空气中，所以氮素不是矿质元素，但植物体内大部分氮素是以无机盐的形式从土壤中吸收而来的（生物固氮除外），所以也将氮素列入矿质元素中讨论。

植物材料 $\xrightarrow{105℃}$ 水分（10%～95%）
干物质（5%～90%） $\xrightarrow{600℃}$ 有机物质（10%～95%）挥发
灰分（5%～10%）残烬

植物体内矿质含量随植物种类、器官、年龄及生活环境的不同而有很大差异。一般水生植物矿质含量约占干重的1%左右，多数中生植物为5%～10%，而盐生植物可高达45%以上。不同器官的矿质含量差异也很大，一般木质部约为1%，种子约为3%，草本植物的茎和根为4%～5%，叶为10%～15%。以年龄分析，老龄植株矿质元素含量高于幼嫩植株。

植物体内的矿质元素种类很多，现已发现70种以上的元素存在于不同的植物中。

二、植物必需元素及其研究方法

虽然组成植物体的元素种类很多，但植物体内所含的矿质元素不一定都是植物必需的。某一元素是否对植物生长发育是必需的，并不一定取决于该种元素在植物体内的含量。植物的必需元素是指植物正常生长发育必不可少的元素。

（一）植物必需元素的标准

国际植物营养学会规定，植物必需的矿质元素必须具备下列三条标准：

1　不可缺少性

植物如果缺乏这种元素就不能进行正常的生长发育，甚至不能完成其生活史。

2　不可替代性

植物缺乏这种元素就会呈现出特有的缺乏症，只有加入该元素后才能预防或恢复，加入其他任何元素均不能替代该元素的作用。

3　直接功能性

这种元素对植物生长发育的影响必须是直接作用的效果，而不是该元素通过改变土壤或培养基等条件所产生的间接效果。

（二）确定植物必需矿质元素的方法

确定某矿质元素是否必需单靠对灰分的化学分析是不够的，可靠的方法是进行人工培养试验，对照必需元素的三条标准，逐一分析各种元素的存在与否对植物生长发育是否符合必需元素条件的影响。通常利用人工配制的可控制成分的营养液培养植物（即溶液培养或砂基培养）以确定各种元素的必需性（如图3－1）。

溶液培养法也称水培法，是指在含有全部或部分营养元素的溶液中培养植物的方法。砂基培养法简称砂培法，是利用洗净的石英砂或玻璃球、蛭石等基质固定植物根系，加入含有全部或部分营养元素的溶液来培养植物的方法，与溶液培养法并无实质性的不同。

除去技术方面的要求，植物溶液培养和砂基培养的关键是培养液的组成和理化条件。首先，

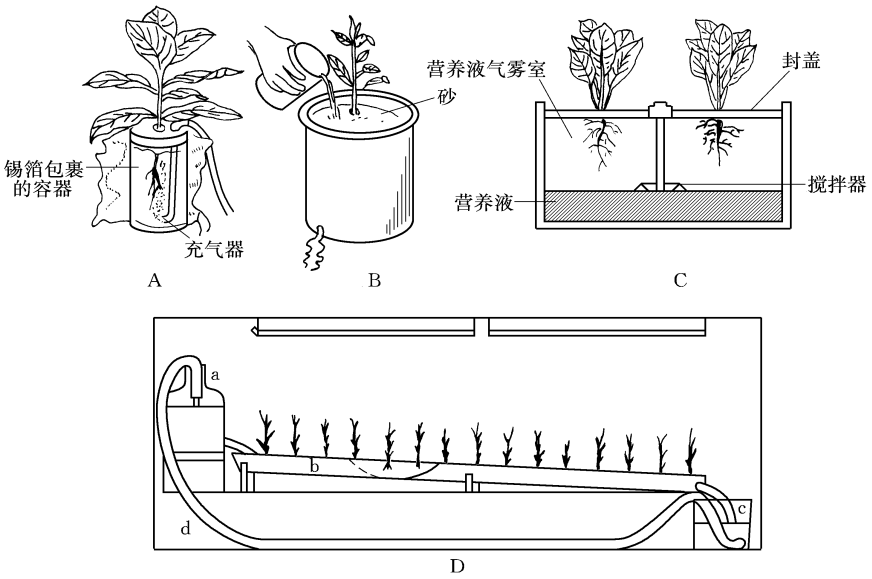


图 3-1　溶液培养法的几种类型

A. 水培法:使用不透明的容器(或以锡箔包裹容器),以免光照影响及藻类的繁殖,并经常通气　B. 砂培法　C. 气栽法:根悬于营养液上方,营养液被搅起成雾状　D. 营养液膜法:营养液从容器 a 流进长着植物的浅槽 b,未被吸收的营养液流进容器 c,并经管 d 泵回 a,营养液成分及 pH 均可自动调控

培养液应是根据植物生长发育需求而按一定比例和浓度加入所有必需的矿质营养元素,即所谓配制平衡营养液,同时,也要注意溶液的酸碱度适宜。表 3-1 列出了三种常用的植物营养液配方,其中以 Hoagland 营养液最为常用。溶液培养过程中还必须注意经常通气和更换新溶液,防止光线对根系直接照射等。

表 3-1　几种常用的营养液配方　　单位:$g \cdot L^{-1}$

药　品	Knop 培养液	Hoagland 营养液		Espino 培养液
		配方 I	配方 II	
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	0.8	1.18	0.95	0.089
KNO_3	0.2	0.51	0.61	—
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0.2	0.49	—	0.25
KH_2PO_4	0.2	0.14	—	0.034
$NH_4H_2PO_4$	—	—	0.12	—
$(NH_4)_2SO_4$	—	—	—	0.049
酒石酸铁	—	0.005	0.005	—
$FeCl_3$	微量	—	—	微量

① 在使用的药品极纯时,需向每升培养液中加入微量元素混合液 1 mL。微量元素混合液配方如下:1 L 水中加入 H_3BO_3 0.6 g,$MnCl_2 \cdot 4H_2O$ 0.4 g,$ZnSO_4$ 0.05 g,$CuSO_4 \cdot 5H_2O$ 0.05 g,$H_2MoO_4 \cdot 4H_2O$ 0.02 g。

② 在培养液中,由于铁容易沉淀,常采用有机酸铁,例如酒石酸铁、柠檬酸铁等,因为在溶液中铁离子与这些有机酸形成稳定的络合物,不易沉淀。或者利用螯合剂,例如乙二胺四乙酸(EDTA)与金属铁离子形成螯合物 EDTA—Fe,防止铁的沉淀。

研究植物必需的矿质元素时，可在人工配成的混合营养液中除去或加入某些元素，观察植物生长发育和生理性状的变化。当除去培养液中的某种元素时，如果植物发育正常，就表示这种元素不是植物必需的 如果植物发育不正常，但当补充该元素后又恢复正常状态，可断定该元素是植物必需的，否则，即为非必需元素。

营养液－X $\xrightarrow{\text{植物}}$ 正常 → X为非必需元素

不正常 $\xrightarrow{+X}$ 症状异常

恢复正常——X为必需元素

由于溶液培养法和砂基培养法不受水土和季节限制，而且易于调控，因此这两种方法不仅用于矿质元素必需性的研究，而且已广泛应用于花卉、蔬菜和苗木等植物材料的培养和无土栽培（见阅读材料3－3）生产中。

（三）植物必需元素的种类

采用溶液培养法或砂基培养法，根据前述必需元素的三条标准，目前已确定植物必需的元素共有17种。其中碳（C）、氢（H）、氧（O）、氮（N）、磷（P）、钾（K）、钙（Ca）、镁（Mg）和硫（S）等9种元素植物需要量相对较大，在植物体内含量相对较高（占干重的0 01%～10%），称为大量元素；另外，铁（Fe）、锰（Mn）、铜（Cu）、锌（Zn）、硼（B）、钼（Mo）、氯（Cl）和镍（Ni）等8种元素植物需要量极微，在植物体内含量非常低（占干重的千万分之一至万分之一），稍多反而对植物有害，甚至致其死亡，称为微量元素。除C，H，O外，其余的14种元素称为植物必需的矿质元素（如表3－2）。

表3－2　高等植物必需的营养元素

营养元素	植物可利用的形式	在干组织中的含量	
		干重质量分数／%	质量浓度／（mg·L^{-1}）
大量元素			
碳（C）	CO_2	45	450000
氧（O）	O_2、H_2O	45	450000
氢（H）	H_2O	6	60000
氮（N）	NO_3^-，NH_4^+	1 5	15000
钾（K）	K^+	1 0	10000
钙（Ca）	Ca^{2+}	0 5	5000
镁（Mg）	Mg^{2+}	0 2	2000
磷（P）	$H_2PO_4^-$，HPO_4^{2-}	0 2	2000
硫（S）	SO_4^{2-}	0 1	1000
微量元素			
氯（Cl）	Cl^-	0 01	100
铁（Fe）	Fe^{2+}，Fe^{3+}	0 01	100
锰（Mn）	Mn^{2+}	0 005	50
硼（B）	H_3BO_3	0 002	20
锌（Zn）	Zn^{2+}	0 002	20
铜（Cu）	Cu^{2+}	0 00006	
镍（Ni）	Ni^{2+}	0 00001	0 1
钼（Mo）	MoO_4^{2-}	0 00001	0 1

应当指出，必需的营养元素在植物体内的含量相差很多，但它们之间并没有重要和次要之分，植物必需的各种营养元素是同等重要的，而且相互之间不能替代。

除 17 种必需营养元素外，还有一类营养元素，对某些植物的生长发育有利，或为某些植物在特定条件下所必需，但不是所有植物所必需，例如钠 (Na) 对喜盐植物、铝 (Al) 对茶树、硅 (Si) 对水稻等生长发育有利或必需，这类元素称为“有益元素”，此外还有钴 (Co)、硒 (Se) 和镓 (Ga) 等。

三、植物必需元素的生理作用及其失调症

植物必需矿质元素在植物体内的生理作用，可以概括为以下几个方面：一是细胞结构物质的组成成分，参与原生质、生物膜和细胞壁等的物质组成，例如 C，H，O，N，P 和 S 等；二是植物生命活动的调节物质，作为酶和植物生长物质的组分，或是酶的激活剂，例如 Fe，Cu，Zn 和 Mg 等；三是起电化学作用，能维持细胞的渗透势、原生质胶体的稳定和电荷中和、调节膜透性等，例如 K，Cl，Ca 和 Mg 等，Fe，Cu，Zn 和 Mo 等可以通过化合价的变化传递电子；四是参与能量转换和促进有机物质的运输，例如 P，B 和 K 等。

植物主要必需矿质元素的生理作用及其缺乏症见表 3-3，表 3-4 和表 3-5。

表 3-3　主要矿质元素的吸收、分布及其生理作用

元素种类	土壤中易吸收的形态	主要吸收形式	积累部位	主要生理作用	再度利用情况
氮 (N)	由微生物分解而供应，吸附于黏土矿物和腐殖质上的 NH_4^+，溶液中的 NO_3^-	NO_3^- NH_4^+ 尿素	嫩茎、叶芽、种子和贮藏器官	蛋白质和酶的必要成分，也是核酸、叶绿素、磷脂、激素、维生素和生物碱等含氮有机物质的主要成分。对植物生长发育、促进养分吸收及同化，具有明显的调节作用	可以
磷 (P)	相对不溶，吸附在螯形络合物中的 PO_4^{3-} 和 HPO_4^{2-}，微生物释放	HPO_4^{2-} $H_2PO_4^-$	生殖器官 (花粉粒) 中多于营养器官	组成细胞膜的磷脂和蛋白质、核酸等的元素，参与光合、呼吸及糖类、脂质和蛋白质等代谢过程，促进糖类的运转。改善根的生长，促进发芽和分蘖，改善开花结实，促进成熟，提高品质	可以
钾 (K)	吸附的大于可溶的	K^+	分生区、幼嫩组织、树皮薄壁组织和其他代谢强的部位	在调节渗透、蛋白质合成、气孔运动、细胞延伸、酶的活化和光合作用中起重要作用，调节原生质胶体状态，提高水合度，增强植物生理活性，使植物对干旱、霜冻、盐分和病害等恶劣环境的抵抗力增强。NH_4^+ 和 Na^+ 的增效剂，Ca^{2+} 的颉颃剂。利于花青甙的形成、增加果实硬度、含糖量与加速果实成熟，与维生素 C 含量呈线性关系	可以
钙 (Ca)	吸附的大于溶解的，强酸性土壤中缺乏	Ca^{2+}	叶片、树皮	参与细胞壁果胶钙组成，促进糖类和蛋白质形成，调节植物体内酸碱度，平衡生理活性，降低胶体水合度，提高黏滞性和原生质的保水能力，增强抗寒、抗旱等抗逆性，促进根系吸收，调节呼吸活性	不易再度利用

续表

元素种类	土壤中易吸收的形态	主要吸收形式	积累部位	主要生理作用	再度利用情况
镁(Mg)	溶解的大于吸附的，酸性土壤中缺乏	Mg^{2+}	叶片、幼嫩器官和种子	叶绿素、花青素等的组分，调节水合作用（Ca^{2+}的颉颃剂）、基本代谢（光合作用、磷酸盐传递），有利于对磷的吸收，镁、锌的增效剂，多种酶活化剂	部分镁较易再度利用，部分镁则形成如叶绿素、果胶酸镁等物质
硫(S)	易溶，吸附少量的SO_4^{2-}	土壤中的SO_4^{2-}空气中的SO_2	叶片、种子	原生质和酶的成分，促进叶绿素形成	不易再度利用
锌(Zn)	吸附的大于可溶的，移动性酸大于碱	Zn^{2+}	根、枝条	多种酶的组分，促进氮素代谢，加强光合作用，利于植物体内生长素的合成。增强细胞膜的透性，钙的增效剂，提高抗病能力	可再度利用，缺锌时难以从叶中移出
铁(Fe)	吸附的大于可移动的，在白垩土中被固定	Fe^{3+} Fe^{2+}	叶片	参与基本代谢（氧化还原反应）和蛋白质的合成，调节酶的活性、光合作用、氮的代谢，促进叶绿素的形成	不易再度利用
锰(Mn)	吸附的大于溶解的，酸性土壤中易被利用，在还原条件下积累	Mn^{2+}	叶片	参与基本代谢（氧化酶、光合作用和磷酸转移）、氮代谢，镁、锌的增效剂，与铜、铁颉颃	不易再度利用
铜(Cu)	被吸附，移动性酸大于碱，腐殖质强烈固定		枝条、茎秆	参与基本代谢（氧化酶、光合作用）和生物固氮等	不易再度利用，集中于幼嫩部分，奢侈供应时，可移出大部分
钼(Mo)	被吸附，移动性酸大于碱	MoO_4^{2-}		参与氮代谢（还原酶）和磷代谢	不易再度利用
硼(B)	吸附的大于可溶的，可利用性酸大于碱		叶片、枝条和顶尖	参与糖类的运输和代谢，提高原生质黏性（增强抗寒、抗旱、抗热和抗病性），增加细胞壁的稳定性，促进细胞结构的发育。可以增加发育果实中细胞分裂素或核酸的形成。利于花粉管生长、受精、种子和果实的发育	不易再度利用
氯(Cl)	可溶的大于吸附的	Cl^-	叶片	胶体效应（增加水合作用），参与酶的激活（光合作用）	
镍(Ni)		Ni^{2+}	叶片的尖端和边缘组织	是脲酶的必需辅基，镍激活脲酶降解尿素	

表3-4 植物必需矿质元素的缺乏与过多症

元素	植株一般形态	叶、茎和根	果实和种子	花芽分化
氮(N)	短缺 老叶先褪绿或变黄,植株生长量少,矮化,枝纤细,分蘖减少	新梢顶枯,出枝量少,根系不发达,皮部色浅或发红。全叶均匀褪绿,新叶黄小,老叶黄绿、橙红或紫。叶柄与新梢夹角小,直立,早现秋色,早落叶,寒害重	果小,色浓,早熟,极度缺氮时品质低劣,果树坐果率降低,产量减少	严重缺氮时花芽分化量减少
	过量:生长过旺,徒长	叶大、密,茎(新梢)细长,落叶迟,茎木质化程度低,抗逆性下降,越冬力弱	果大,色浅,质差,采前落果加重,成熟期延迟,硬度降低,含糖量降低,贮藏寿命短,易感染生理病害	
磷(P)	短缺 地上部和地下部生长受抑制,植株一般矮小	早期无症状。中期 萌芽及开始生长迟缓,分枝少,叶小、稀、灰暗、青铜绿至紫色。严重时,从基部叶片开始出现叶缘变黄和半月形坏死斑,易早脱,枝条成熟延缓,根系不发达	果小,成熟迟,果肉易褐变,含酸多,糖少,维生素C含量下降,果实色差无光泽,种子小而轻,早熟	减少花芽分化
	过量:影响对氮、钾、铁、锌和铜的吸收,呈缺锌或缺铜症状	叶肥厚、密集、色浓,植株矮小,节间短		
钾(K)	短缺:植株较矮小。叶变褐枯死,易感染病虫害	根、茎纤细,营养生长期缩短,侧芽不易形成,抗病力弱,新梢上接近成熟叶先表现症状,然后扩及老叶。叶表斑驳失绿,近叶缘处叶脉先失绿,叶缘叶尖坏死,叶身卷缩变褐焦枯,枯梢,不落叶	果小,味酸,着色不良,果肉木质化,果实采后易患生理病害,结实小或种子很少	
	过量 阻碍氮、镁和钙等元素的吸收,引起缺镁等症状	叶片坏死	果实(例如甜橙)显著粗皮,影响苹果产量、硬度和贮藏寿命	
镁(Mg)	短缺 老叶脉间先失绿,后期生长异常,植株大小无显著变化,但侧芽不易萌发,并影响两侧果枝的形成	一般表现在下部叶片、叶脉间及叶缘褪绿或穿孔,有时有红、橙、紫等鲜明色泽,严重时基部叶片脱落,余下顶部松软的莲座状叶簇	严重缺镁时,果实不能正常成熟,且果小,着色不良,缺乏风味,加重果实贮藏生理病害	开花受抑制,花的颜色苍白
	过量 高镁易引起缺钾或其他元素缺乏症	叶暗绿,小叶和年轻叶子卷曲,毒害可被高浓度钙减轻		
钙(Ca)	短缺:矮小,组织坚硬多木质。病状先发生于根及地上部幼嫩部分,未老先衰,死亡	生长受抑制,节间变短,顶部幼嫩叶尖或叶缘白化坏死,呈杯状内卷。顶芽白化枯死。根尖停止生长,变短、变白和死亡	果实易导致生理病害,例如斑点病、溃腐病、水心病和裂果等,果实细胞间隙与维管束组织褐变物质多	
	过量:间接引起铁、锰和镁等缺乏,干扰锌的吸收			

续表

元素	植株一般形态	叶、茎和根	果实和种子	花芽分化
硫(S)	短缺 后期生长被抑制,植株普遍缺绿	顶端幼叶先失绿,叶脉先变黄而叶肉后褪绿,如绿茶黄病。严重缺硫时,从叶基发生红棕色枯死焦斑,生长量减少		
	过量:降低土壤pH,限制钙的吸收	叶蓝绿,小叶卷曲		
锌(Zn)	短缺 节间生长严重受阻,植株矮小,易患小叶病	新梢顶部叶片狭小,脆厚,枝条细弱,节间变短,叶丛上呈花斑状,或沿脉线失绿,或边缘失绿。轻度缺锌时,脉间驳杂色,易与缺镁混淆。重者从新梢基部向上逐渐落叶,只留顶端几簇小叶,形成光枝,甚至墩梢由上向下枯死	部分果实变小,畸形,失去固有的风味。核果、浆果的果肉有紫斑	花芽减少,花期花蕾有的变黑而干枯在果台上
	过量 可能影响其他元素如磷的吸收			
铁(Fe)	短缺 黄叶病	上部幼叶先表现黄化,脉间失绿,叶脉绿色,形成绿色细网状,严重缺乏时,侧脉也失绿,叶柄基部出现紫红色或红褐色斑点,另有坏死。严重时叶呈漂白状,早落,甚至使枝梢枯死		
	过量 根周围出现铁结壳,影响其他元素如磷的吸收	老叶有褐色斑,根灰黑色,易腐烂		
锰(Mn)	短缺:生长受抑,植株矮小,缺绿,病态	从叶缘开始失绿,叶脉间黄化,各年龄、部位的叶均受影响,顶端叶更严重,有时顶叶的黄化延伸到叶脉、叶缘而不到中脉,前期叶片上坏死斑脱落成穿孔状 (苹果、梨除外)		花芽不能形成或早期落花,花小而花色不良
	过量 引起缺铁症或缺钙症			
铜(Cu)	短缺 生长期生长点坏死,而且休眠期这种坏死更加蔓延。矮小,缺绿,病态,易发生病害	顶叶干枯,幼叶初期暗绿,后期斑点状缺绿,脉间呈白色,出现不规则坏死斑,节间变短,形成叶簇以及脱落,腋芽大量萌发呈扫帚状,新梢死亡	结实小或无,常有不同程度的龟裂、锈斑或流胶,有些果实顶部变黑、坏死,还易导致果实郁汁病 (糖蜜病)	花器褪色
	过量:叶现青铜色,叶边焦枯,影响根系生长,甚至死亡			

续表

元素	植株一般形态	叶、茎和根	果实和种子	花芽分化
钼(Mo)	短缺 强酸性土壤发生	老叶脉间失绿,叶缘坏死,有大小不一黄或橙色斑,叶片扭曲呈杯状,变厚焦枯,十字花科呈鞭尾叶	果实着色不良	花芽不能形成或早期落花
	过量 因只需极少量钼,过多可能致命			
硼(B)	短缺 矮小。症状先出现于幼嫩部位,植株尖端发白,果实易患缩果病	生长量少,顶端生长点坏死,回枯,韧皮部受破坏,细胞分解变色,死亡,皮部粗糙,内皮层坏死。枝顶叶簇生,节间短,叶小,落叶厚而肥,易碎,皱缩干萎,叶缘平滑而无锯齿,叶上部有坏死区,叶柄变粗,侧芽发生后不久死亡	落蕾落果加重,坐果率低,果小,色浅,畸形,无种子或无种皮,仁果类果实木栓化,褐色病斑,开裂、干腐或水浸状,果实上产生穿孔斑,有明显苦味,坏死,早落	
	过量 :影响氮、磷和钙的吸收	叶生长点坏死,成熟叶片尖端和边缘出现白化斑驳,幼苗可通过吐水泌硼,重者甚至整株死亡	核果类果实易感染流胶病,苹果果实早熟,采前落果重,贮藏寿命短	
氯(Cl)	短缺	叶尖端先萎缩,然后缺绿,叶色变为古铜色时基部接近干萎,部分出现坏死区		
	过量	叶缘似烧伤,早熟性发黄,叶片脱落		
镍(Ni)	短缺	叶尖有坏死斑		

表 3-5　植物营养元素缺乏症检索表

1　初期症状表现在基部老叶上
　2　叶片均匀失绿
　　3　老叶呈黄绿或紫红色,新叶小而淡绿,枝硬化变细 …… 缺氮
　　3　枝叶灰绿,叶缘发紫,叶柄和叶脉呈紫色,新梢变细 …… 缺磷
　2　叶片脉间失绿
　　3　由中部叶片向两端黄化,叶尖和边缘焦枯,新梢细 …… 缺钾
　　3　由基部叶片向上,叶脉间出现黄褐色斑,叶尖和叶基部仍保持绿色,茎细弱 …… 缺镁
1　初期症状表现在顶端幼叶上
　2　顶芽枯死,叶片失绿
　　3　叶小质脆,在枝顶直立簇生
　　4　主脉两侧失绿呈花斑,叶缘波浪形,左右不对称,叶小质脆,在枝顶直立簇生 …… 缺锌
　　4　叶脉黄化,叶肉仍绿,进而叶肉黄化,叶厚脆易折断,枝顶小叶簇生 …… 缺硼
　　3　叶小,茎、叶软弱,呈杯状内卷,从叶尖和叶缘向后死亡 …… 缺钙
　2　顶芽仍存活,叶片失绿
　　3　幼叶萎缩失绿,有不规则坏死斑,叶簇生丛状枝 …… 缺铜
　　4　叶片有坏死斑
　　5　脉间失绿渐至主脉间,坏死小斑脱落穿孔 …… 缺锰

5　黄绿斑点散布全叶但不脱落，叶缘卷曲，枯死 …… 缺钼
4　叶片无坏死斑
5　脉间先失绿，后全叶黄化变白 …… 缺铁
5　叶脉先失绿，后全叶黄化 …… 缺硫

四、有益元素的生理作用

(一) 钠

通常植物体中钠的平均含量是干物重的0.1%左右，是含钾量的1/10。植物对钠的反应不同，可分为喜钠植物和厌钠植物两类。典型的喜钠植物有甜菜、滨藜等，其体内的含钠量显著高于钾，在高盐浓度下生长茂盛。所以有人认为钠是盐生植物生长所必需的“营养元素”。

Na的主要作用是调节植物渗透压，在高盐条件下，钠可以优先在液泡中积累，增加液泡中的溶质势，产生膨压而促进细胞的伸长。此时，植物叶片面积、厚度、单位叶面积贮水量和肉质性都有所增加，呈现出多汁性。某些植物在供钾不足时，钠可有限度地替代钾的功能，例如糖用甜菜、食用甜菜、萝卜和芜菁等。

(二) 硅

植物体的含硅量通常以植物干重中SiO_2的质量分数计算，水稻含硅量高达5%～20%，燕麦、小麦和大麦等禾本科作物含硅2%～4%，豆科植物和其他双子叶植物的含硅量则通常不足1%。

高等植物主要吸收分子态的单硅酸[$Si(OH)_4$]，并以单硅酸形态通过蒸腾作用向地上部运输，沉积于质外体(例如细胞壁)中。

硅的有益作用首先表现在它参与细胞壁的组成。硅与植物体内果胶酸、多糖醛酸和糖脂等物质有较高的亲和力，能形成稳定性强、溶解度低的单、双、多硅酸复合物沉积在木质化细胞壁中，增强各种组织的机械强度与稳固性。通过这种机制，硅又表现出多方面的有益作用，增强植物抵御病虫害的能力，有助于叶片直立，使植株保持良好的受光姿态，间接增强群体光合作用。

(三) 钴

植物含钴(Co^{2+})量通常在0.02～0.5 $mg \cdot kg^{-1}$，豆科植物需要并积累较多的钴。当牧草含钴量不足时，可导致反刍动物出现缺钴。另一方面，牧草中含钴量达60 $mg \cdot kg^{-1}$时，动物会受到毒害。

钴的生理作用主要是参与豆科植物根瘤固氮。因为钴是钴胺素(维生素B_{12})辅酶的金属组分，而在根瘤菌中有三种酶系统依赖于钴胺素，它们是：甲硫氨酸合成酶、核糖核苷酸还原酶和甲基丙二酰辅酶A变位酶。缺钴的条件下，上述三种酶的活性下降，相应的生化作用受阻，致使蛋白质的合成减少，豆血红蛋白的合成降低，固氮率明显下降。

(四) 硒

植物体的含硒(Se)量因植物种类不同而有很大差异。硒超积累植物(黄芪、剑莎草、金鸡菊

和长药芥属中的某些种体内的含硒量可达数千 $\mu g \cdot g^{-1}$，牲畜食用后易发生眩晕症或急性硒中毒。大多数粮食作物为非积累植物，平均含硒量在 0.01～1.00 $\mu g \cdot g^{-1}$。

硒的生理作用主要是增强植物体的抗氧化能力。施硒可以提高谷胱甘肽过氧化物酶（GSH-PX）活性，从而清除氧自由基。同时，低质量分数的硒（0.001～0.05 $\mu g \cdot g^{-1}$）可不同程度地促进百合科、十字花科、豆科和禾本科植物种子萌发和幼苗生长。

（五）铝

植物体的含铝量通常为 20～200 $mg \cdot kg^{-1}$，不同种植物间体内含铝量有明显的差异。茶树是典型的铝积累植物。

铝的生理作用包括：

（1）刺激植物生长，其原因之一是铝可防止过量铜、锰或磷的毒害。

（2）铝是抗坏血酸氧化酶的专性激活剂，它也是某些酶的非专性激活剂。

此外，铝可以使茶叶的绿色加深，绣球的花色由粉红色变成蓝色。

过量铝对植物有毒害作用，主要表现为抑制根尖分生组织的细胞分裂，根伸长受抑制。典型症状是根尖弯曲。

第二节 植物对矿质元素的吸收

一、植物吸收矿质元素的区域

正常生长的陆生植物的各组织和器官都可以从外界吸收养分，但是陆生植物的根系是植物吸收矿质元素的主要器官和场所。

根系吸收矿质元素的部位和吸水相似，都以没有木栓化的根尖，尤其是根毛区吸收最多。根毛区的根毛数量很多，据报道，一年生苹果树有 1700 万条根毛，总长度可达 3000 m，每平方米土壤面积初生根毛表面积可达 300～500 m^2，大大增加了吸收面积。加上此处输导组织已经分化完成，能很快地将吸收的矿质元素运送到地上部分，所以根毛区是吸收矿质元素的主要部位。根部的分生区和伸长区吸收矿质元素的能力虽然很强，但由于尚未分化出输导组织，向其他部位运转矿质的能力很低，因而在根吸收矿质元素中不占主要地位。

果树等多年生木本植物，根系长年生长在土壤中，除初生白根即根毛区外，其次生的甚至多年生的木质根也具有吸收功能，只是在不同生长季节或树体的不同发育时期各自所占的比重不同。在冬季或其他逆境条件下，当初生白根很少时，木质根的吸收作用占主要地位。大量的水分和矿质盐类，可通过皮孔、根皮片状物间的裂缝和分枝根死亡后留下的孔隙进入根内。在生长季节白根大量发生时，树体的养分吸收能力大大提高，特别是对磷这类不易移动的养分，主要靠新根的不断增长来“截获”，这时新根的数量和长度以及树种所具有的遗传上的吸收潜力，就会起明

显作用。生产上采取的深耕、施肥和除草等措施，可改善土壤环境条件，促进根的分枝和根毛的产生，对促进根对无机盐的吸收具有重大的意义。

二、根系吸收矿质元素的过程

植物根系吸收矿质大致经过以下步骤（如图3-2）：① 土壤中的矿质元素向根表面转移，② 土壤溶液中多数以离子形式存在的矿质元素先被吸附在根组织表面，③ 矿质元素经质外体或共质体途径进入根组织维管束的木质部导管，④ 进入木质部导管的矿质元素随木质部汁液在蒸腾拉力和根压的共同作用下上运至植物体的地上部分。

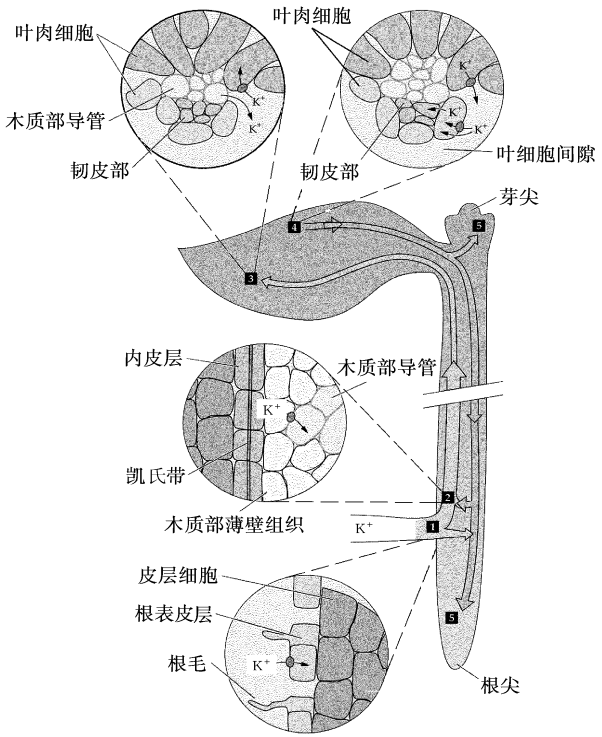


图3-2　K^+进入植株和在植株体内运输的图解描绘

粗箭头表示K^+在木质部内的运输，细箭头表示在韧皮部中的运输
数字代表长距离K^+运输途径中重要的转运位点，其中的4个位点已被放大到细胞水平来图解K^+转运：① K^+穿过根细胞质膜被吸收（纵向观）　② K^+穿过木质部薄壁组织质膜（横切面）　③ K^+由木质部转运到枝干（叶）中，从木质部导管转移到围绕在相邻叶细胞周围的质外体中，并被吸收进入叶薄壁组织细胞中（横切面）　④ K^+从叶细胞流出后，装载到充分平展的叶的韧皮部中通过质外体和共质体途径的结合将K^+转运进入筛管—细胞复合体（横切面）　⑤ K^+从韧皮部转移到芽或根尖，并在那里卸出，随后筛管一边的芽利用

(一) 矿质元素向根表的转移

土壤中养分到达根表有两种机制：一是根对土壤养分的主动截获。截获是指根直接从所接触的土壤中获取养分而不通过土壤中的运输。截获所得的养分实际是根系所占据的土壤容积中的养分，它主要决定于根系容积（或根表面积）大小和土壤中有效养分的浓度。二是在植物生长与代谢活动（如蒸腾、吸收等）影响下，土壤养分向根表的迁移。迁移有两种方式：质流与扩散（如图3-3）。

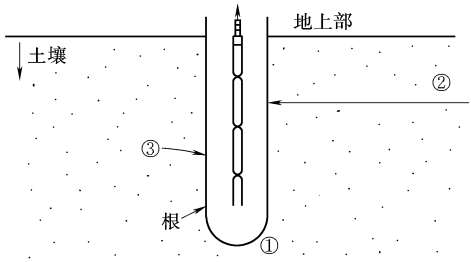


图3-3　植物根获取土壤养分的模式
：：有效养分　① 截获　② 质流　③ 扩散

1. 质流

植物的蒸腾作用和根系吸水造成根表土壤与土体之间出现明显的水势差，土壤溶液中的养分随着水流向根表迁移，称为质流。在植物生育期内由于蒸腾量比较大，因此，通过质流方式运输到根表的养分数量也比较多，养分通过质流方式迁移的距离也比扩散的距离长。

2. 扩散

当根系截获和质流作用不能向植物提供足够的养分时，根系不断的吸收可使根表垂直的方向上出现养分浓度梯度差，从而引起土体养分顺浓度梯度向根表运输，这种养分的迁移方式称为养分的扩散作用。一般来讲，只要出现养分的浓度梯度，就会发生养分从高浓度区向低浓度区的扩散迁移。这种迁移一般具有速率慢、距离短的特点。

在植物养分吸收量中，通过根系截获的数量很少，尤其大量元素更是如此。因而大多数情况下，质流和扩散是植物根系获取养分的主要途径。对于各种营养元素来说，一般以质流方式从土体向根运输，如 Ca^{2+}，Mg^{2+}，SO_4^{2-}，NO_3^- 和 MoO_4^{2-}，而 K^+，NH_4^+，HPO_4^{2-} 和 $H_2PO_4^-$，及金属微量元素 Fe，Mn，Cu，Zn 和 B 等则主要以扩散方式向根表迁移。

(二) 矿质元素被吸附在根组织细胞的表面

根组织呼吸作用释放 CO_2，CO_2 溶于水生成的 H_2CO_3 在适当的 pH 环境下电离成 H^+ 和 HCO_3^-，并分泌到质膜表面。这些离子和土壤溶液中及土壤胶粒上吸附的阳离子和阴离子（如 K^+，Ca^{2+}，Mg^{2+} 和 Cl^-，SO_4^{2-}，NO_3^- 等）按“同荷等价”原则进行离子交换吸附（如图 3-4），即阳离子与阳离子、阴离子与阴离子等价数交换，使土壤溶液中的离子被吸附在根表面上。在植物根与

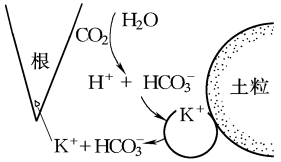


图3-4　植物根部通过土壤溶液和土粒进行离子交换

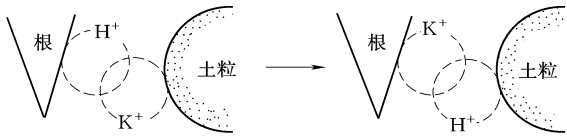


图3-5　接触交换示意图

土壤颗粒紧密接触，土壤颗粒表面所吸附的矿质阳离子与根表吸附的 H^+ 两者的振动空间部分重合时，也能发生离子交换，这种离子交换作用称为接触交换（如图 3-5）。通过离子交换，矿质元素离子被吸附在根组织细胞的表面上。

（三）矿质元素在根组织内的质外体和共质体运输

吸附在根组织表面的各种矿质元素（主要是各种无机离子）可以通过根组织的质外体和共质体两种途径向木质部导管运输（如图 3-6）。

植物组织中细胞质膜以外的部分，包括细胞壁、细胞间隙等构成一连续的结构空间称为质外体。土壤溶液中的各种矿质元素可顺着电化学势梯度自由扩散进入质外体空间，故有时又将质外体称为自由空间。活组织自由空间的体积大小占根组织总体积的体积分数称为相对自由空间，大部分植物活组织的相对自由空间在 5%～20%。

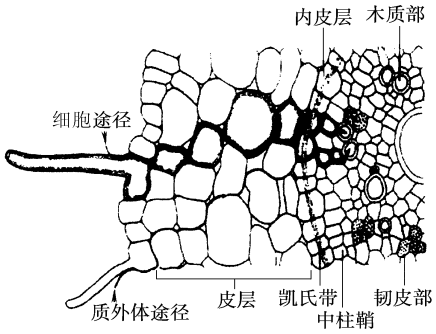


图 3-6　根毛区离子吸收的共质体和质外体途径
（引自 Salisbury 和 Ross，1992）

各种溶质可通过扩散作用进入根部自由空间，并能较为容易地穿过根组织的外皮层组织。但内皮层细胞上有凯氏带形成的不允许溶质和水分通过的屏障，因此溶质和水通过质外体的运输仅限于根的内皮层以外。溶质和水分子到达内皮层后只有转入共质体才能进入维管束组织。不过根的幼嫩部分，在其内皮层细胞尚未形成凯氏带前，溶质和水分可经过质外体到达导管。另外，在内皮层中有个别细胞（通道细胞）的细胞壁不加厚，也可作为溶质和水分的通道。

溶质通过跨膜运转进入原生质，并通过活细胞间的胞间连丝连续不断地从一个活细胞运输至另一活细胞的过程称为共质体运输。

阅读材料 3-1　矿质元素的跨膜运输机制

矿质元素的吸收、跨膜运输（如图 3-7）进入原生质体过程是一个复杂的生理过程，一般可通

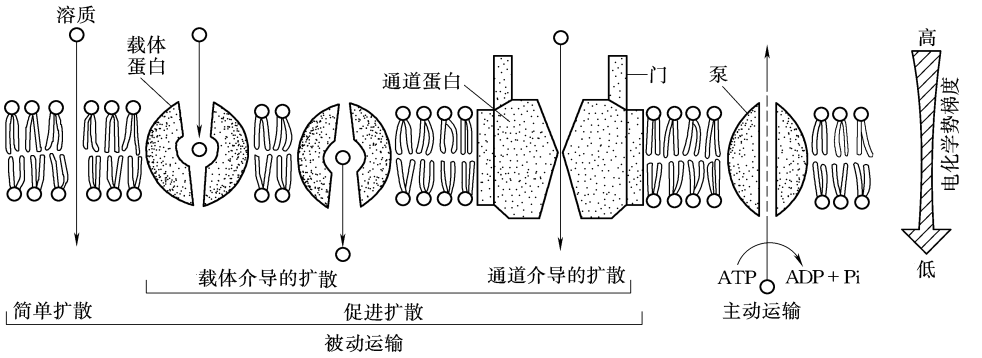


图 3-7　物质跨膜运输模式图
（引自杨世杰）

过被动运输和主动运输两种机制进行。

1　被动运输

所谓被动运输是指通过简单扩散或其他促进扩散物理过程而进行的物质顺着浓度梯度或电化学势梯度的运输方式,该过程不需要代谢能量,故又称非代谢吸收。

小分子的被动吸收是顺浓度梯度进行的,浓度差是决定被动吸收的主要因素。离子的扩散要比分子的扩散复杂,其原因在于不仅离子本身带有电荷和水膜,而且质膜也带有电荷(通常外侧带正电荷,内侧带负电荷),所以离子的扩散方向既取决于膜两侧的化学势梯度(即浓度梯度),又取决于膜两侧的电位差,即取决于这两种梯度之和——电化学梯度。物质通过自由扩散方式运输的速率很慢。

物质在特异的膜蛋白,即运输蛋白协助下进行的扩散过程称为促进扩散或协助扩散。促进扩散过程中,参与扩散的运输蛋白使物质运转速率增加,转运的特异性增强。

运输蛋白是跨膜的蛋白质分子或跨膜分子的复合物。它以多种形式存在于各种生物膜中。参与被动运输的重要的运输蛋白有:

(1) 通道蛋白　通道蛋白是横跨质膜的蛋白质形成的亲水的通道,能使适宜大小的分子及带电荷的溶质通过扩散从膜的一侧移向另一侧。目前已发现的通道蛋白有50余种,绝大多数通道蛋白形成有选择性开关的跨膜通道。

(2) 载体蛋白　载体蛋白能与一种分子或离子暂时性、可逆性结合,并发生构象变化,将物质从膜的一侧,顺电化学势梯度运输到另一侧。载体蛋白具有高度的特异性,一种特定的载体只运输一种类型的化学物质,甚至仅运输一种分子或离子。

2　主动运输

主动吸收又称主动运输,是指细胞利用呼吸释放的能量做功而逆着电化学势梯度吸收矿物质的过程,故又称代谢吸收。主动吸收是植物吸收矿质元素的一种主要形式。

被原生质吸附的离子以膜上的镶嵌式蛋白质作为载体(又称运输酶或透过酶),利用ATP释放的能量,使载体通过构象变化或磷酸化而成为活化的载体,与膜外物质结合,形成复合体,从膜的一侧移动到另一侧,活化载体还原为不活化的载体,释放被运输的物质,原生质表层的离子或分子被转移到原生质和液泡内;当载体再次获得能量时,恢复原来的构象,再去结合运载新的物质。如此反复循环,把膜外物质不断运入膜内,积累于细胞中(如图3-8)。

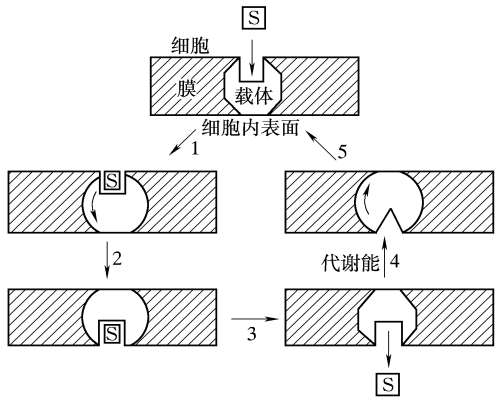


图3-8　离子或分子(S)主动吸收机制的一种假说

1　载体分子抓住S后,形状发生变化　2　由于变构作用产生旋转　3　S被释放入细胞,载体分子回到不能运动的形状　4　载体获得能量,成为可转动的形状　5　载体分子恢复原状

载体与物质结合的专一性很强,一种运输酶通常只能与一定的离子相结合,所以,主动吸收是有选择性的。

关于主动运输的机制,还有一种泵作用的概念,如质子泵,它是一种载体蛋

白,就是横跨膜的 H^+－ATP 酶。它使 ATP 水解放出能量,将质子逆着其梯度泵出,质子泵使膜内外产生明显的电化学势梯度和 pH 梯度,这提供了溶质跨膜运输的驱动力。

矿质元素进入原生质层后,少部分在根部进行合成作用,转变成复杂的化合物,大部分则进入木质部导管。矿质进入导管后,便随蒸腾液流上升,运向植物的各个部分,供给生长和生活消耗。

三、植物吸收矿质元素的特点

(一) 植物对矿质元素和水分的吸收具有相对独立性

土壤中的矿质元素只有溶于水中才能被根系吸收,而且活细胞对矿质元素的吸收导致了细胞水势的降低,从而又促进了植物细胞吸收水分,因此植物对矿质元素的吸收和对水分的吸收具有相关性。但是,植物吸收各种矿质离子的速率与吸收水分的速率并不呈正相关(如表 3-6)。

表 3-6　大麦在光和暗中的蒸腾失水与矿质吸收的关系

实验条件	水分消耗/mL	Ca^{2+}	K^+	Mg^{2+}	NO_3^-	PO_4^{3-}	SO_4^{2-}
光下	1090	135	27	175	104	3	187
暗中	435	105	35	113	77	54	115

表中各离子下的数据以在溶液中原始浓度的百分比表示。

例如,以溶液培养植物时,如果营养液浓度低,则根吸收矿质相对比水分多,结果营养液越来越稀;如果营养液浓度高,则根吸收水分又比矿质多,结果营养液越来越浓。又如,菜豆吸水量增加约1倍时,NO_3^-,K^+,PO_4^{3-} 和 Ca^{2+} 等离子吸收量只增加 0.1～0.7 倍,不同离子的增加量不同。

上述实例说明,植物对水分和矿质离子的吸收是两个相对独立的生理过程。根部吸水的动力主要来自于蒸腾拉力,是个被动吸收过程;而矿质元素的吸收是以消耗代谢能量的主动吸收为主,需要载体运输,有饱和效应,其吸收离子的数量因外界溶液的浓度而异。总之,植物的吸水量与吸盐量之间不存在直接的依赖关系。

(二) 离子的选择吸收

植物对各种矿质元素的吸收表现出明显的选择性,即植物吸收的离子数量不与溶液中的离子数量成比例。这种离子的选择吸收,表现在植物对同一溶液中的不同离子,或同一种盐分中的阴、阳离子的吸收上。根部对离子吸收之所以有选择性,与不同载体的数量有关,某种载体多,吸收该载体运输的元素就多,否则就少。

不同植物生长在相同的环境下所吸收离子的情况不同。例如,番茄水培液中 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的浓度逐渐下降,而 Si 的浓度则是上升的;对水稻则完全相反,培养液中 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的浓度逐渐上升,而 Si 的浓度则大幅度下降(如图 3-9)。

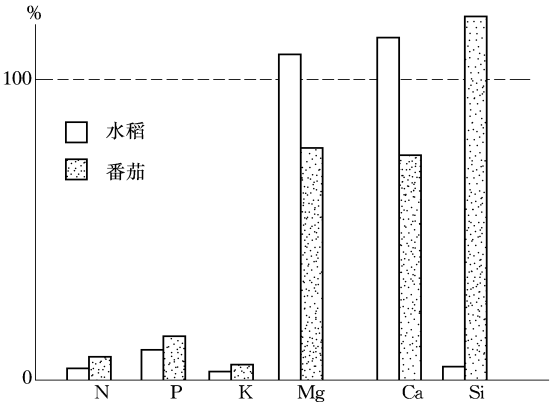


图3-9　水稻与番茄对矿质盐类的选择吸收
以实验开始前培养液中各成分的浓度为100，图形表示实验结束时培养液中各成分的浓度与初始浓度的比

植物对同一盐类的阴、阳离子吸收具有选择性。由于植物细胞内总的正负电荷数须维持相对平衡，因此，当植物吸收某种离子的同时，必然伴随着带同种电荷及相同电荷数的离子的排出，或者伴随着带相反电荷及相同电荷数的离子的吸收。例如在植物选择性吸收 NO_3^- 时，伴随着 H^+ 的吸收或 HCO_3^- 等阴离子的排出。又如当植物选择性吸收 NH_4^+ 时，伴随着 H^+ 的排出或 HCO_3^- 等阴离子的吸收。以在土壤中施用 $(NH_4)_2SO_4$ 为例，植物选择性吸收 NH_4^+ 多于 SO_4^{2-}，根系吸收 NH_4^+ 时交换下来的 H^+，使土壤溶液中 H^+ 浓度增大，引起土壤酸度增高，故将 $(NH_4)_2SO_4$ 这类由于植物对离子的选择性吸收而使环境 pH 降低的盐类称为生理酸性盐。大多数铵盐属于这一类。相反，植物对 $NaNO_3$ 和 $Ca(NO_3)_2$ 等盐中 NO_3^- 的吸收多于 Na^+ 或 Ca^{2+}，根系吸收 NO_3^- 时交换下来的 HCO_3^- 进一步水解，即 $HCO_3^- + H_2O \rightarrow H_2CO_3 + OH^-$，使土壤溶液中 OH^- 浓度增大而呈碱性。这种由于植物根系从溶液中有选择地吸收离子而使溶液碱度提高的盐类称为生理碱性盐，大多数硝酸盐属于这一类。而对 NH_4NO_3，由于植物对其 NH_4^+ 和 NO_3^- 两种离子吸收量几乎相等，不会使土壤酸化或碱化。这类植物根系吸收其阴、阳离子的速率和数量很相近，并不改变环境 pH 的盐称为生理中性盐。显然，生理酸性和生理碱性是植物对矿质离子选择吸收的结果，与盐类化学上的酸碱性完全无关。

了解根对离子吸收的这种选择性，在生产实践中施肥就应注意肥料类型的合理搭配，不宜长期单独施用某一盐类，以免导致土壤酸碱度的改变，破坏土壤结构 对于水培法栽培的植物，也必须经常更换培养液。

(三) 单盐毒害和离子颉颃

任何植物，将其培养在只含一种盐分的单盐溶液中，不久就会因受到毒害而生长停止甚至死亡。这种植物培养在单种盐溶液中所引起的毒害现象称为单盐毒害。无论是必需元素还是非必需元素组成的单一金属盐类都可引起单盐毒害。如果在单盐溶液中加入少量其他盐类，尤其是具有不同价金属离子的盐，则能减弱或消除这种单盐毒害。这种不同离子间能

够相互消除单盐毒害的现象，称为离子颉颃，也称离子对抗。从图 3－10 可见，用 NaCl 或 $CaCl_2$ 溶液培养小麦，均引起单盐毒害，两者混合液或再加 KCl，则小麦根均生长正常。

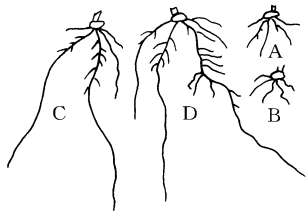


图 3－10　小麦根在单盐溶液和盐类混合液中的生长情况
A　NaCl　B　$CaCl_2$　C　NaCl＋$CaCl_2$
D　NaCl＋$CaCl_2$＋KCl

一般而言，只有外液中植物所必需的各种矿质元素浓度和比例适当时，植物才能生长发育良好。这种植物必需的矿质元素按一定浓度与比例配制成的使植物生长发育良好而无毒害的混合溶液称为生理平衡溶液，简称平衡溶液。表 3－1 所列的完全培养液就是一种平衡溶液。对海藻来说，海水就是平衡溶液；对陆生植物来说，土壤溶液一般也是平衡溶液，但并非是理想的平衡溶液，在作物生产中施用各种化肥的目的就是使土壤中各种矿质元素达到平衡，以利于植物的正常生长发育。

四、影响根系吸收矿质元素的因素

植物吸收矿质元素的过程受各种内外界因素的影响。

(一) 根系生长状况

根系生长状况是影响根系吸收的主要因素之一，根系的吸收面积直接决定植物的吸收能力。因此，根部只有通过不断生长以增加吸收表面积和占领新的土域，增强代谢活性，才能满足植物对矿质养分的需求。根系的吸收面积、分布和吸收力受种和品种等遗传性控制，同时还受到砧穗组合、年龄、生态条件和栽培措施等的影响。

根系生长的活跃程度还取决于糖类的供应状况，糖类供应充足则根系生长快，因此根的生长与枝叶生长关系密切。例如，苹果新根生长旺盛期第一次在盛花期，第二次在新梢停止生长后的 8—9 月间，枣树新根生长旺盛期也在地上枝叶生长基本停止的 7—8 月间，这说明在养分利用上，根与枝叶存在竞争关系。根系生长也受矿质营养状况的影响。缺氮时适量施用氮肥可增加根重 50%，根吸收面积增加 20%；相反，过量施氮则往往由于促进了新梢生长而抑制了根的生长。磷、钾可促进根的分枝，并且钾对根系增重比对地上部分更为有效。此外，栽培技术也影响根系的分布和生长，如采用覆盖的土壤管理制度可增加苹果、桃等植物土壤表层的根量，根系修剪可使植物在断根处根系生长加速，活性增强，根冠比加大等，均对增强根系对养分的吸收能力有重要意义。

(二) 土壤温度

在一定温度范围内（一般为 6～38 ℃），矿质养分的吸收速率随土壤温度的升高而加快，但超过一定温度（约 40 ℃）会使酶钝化，影响根部代谢，也使细胞质膜的透性加大而导致已积累的离子外漏，吸收速率下降（如图 3－11）。高温阻碍了离子吸收，同时，高温还会直接影响离子的净吸收量，使之减少。温度过低时，代谢减弱，主动吸收慢，细胞质黏性增大，离子吸收困难；同时，低温条件下，土壤中的离子扩散速率慢，新生根生长缓慢，吸收表面积减少。

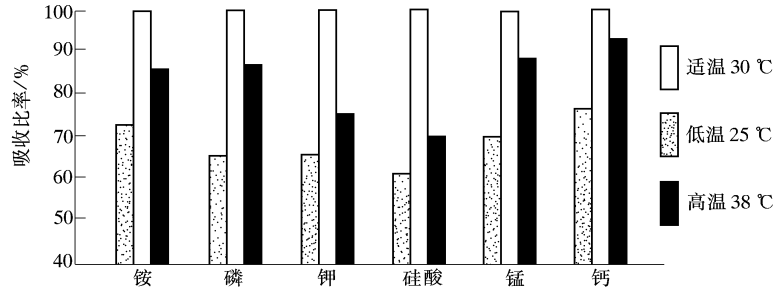


图 3-11　水温对水稻吸收矿质元素的影响

(三) 土壤通气状况

土壤的通气状况直接影响根系的呼吸作用,影响到根系组织的生理状况和植物对养分的吸收。土壤通气良好,可提高根际土壤的含氧量,促进根系的有氧呼吸,加速气体交换,增加离子吸收动力 ATP 的供应,减少有毒物质的积累,促进根部对离子的吸收。由于植物的根系适应于土壤中较低的氧浓度,对一般植物来说,3%～6%的含氧量就能保证根部的正常呼吸,番茄需要土壤含氧量在 5%～10%时才出现吸收高峰,含氧量继续提高时对根部呼吸影响不大。根部吸收矿质元素也表现同样的变化趋势(如图3-12)。一般土壤空气中的含氧量不低于3%～6%,不会影响根部的矿质吸收。但在过于潮湿或坚实的土壤中,不但氧气不足,而且有 CO_2 的大量积聚,根部的呼吸和矿质吸收都会受到严重影响。农业生产上,采用开沟排渍、中耕晒田等措施有利于改善土壤通气状况,有利于根对矿质元素的吸收。

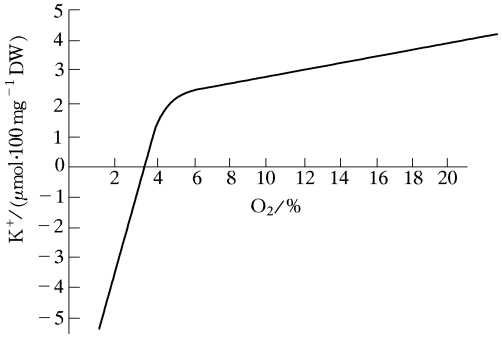


图 3-12　氧浓度对山毛榉离体菌根吸收 K^+ 的影响
(引自 Harley,1956)

(四) 土壤溶液中各矿质元素的浓度

在外界溶液浓度较低的情况下,根部吸收离子的速率随着溶液浓度的增高而增加,但外界溶液达到一定浓度后,其吸收速率与溶液浓度便无紧密关系。这一方面是因为在一定条件下,离子运输载体的数量是一定的,高浓度时根系吸收矿质离子的载体达到饱和;另一方面,矿质元素(溶质)浓度过高,其水势过低,使得细胞失水,造成生理干旱,严重时会引起根组织乃至整个植株失水而出现所谓"烧苗"现象。所以,农业生产上不宜一次施用化肥过多或叶面喷施化肥浓度过高,应做到"薄肥勤施",以利于肥料的有效利用。

(五) 土壤的 pH

土壤溶液的 pH 对植物的矿质营养有以下几方面的影响：

1. 直接影响根表面的带电状况。在土壤 pH 较低时，根细胞表面吸附的 H^+ 增多而带正电荷，有利于阴离子的吸收；反之，土壤 pH 较高时，根表吸附较多的 OH^- 而带负电，有利于阳离子的吸收。

2. 影响矿质离子的存在状态，引起溶液中养分溶解或沉淀，改变矿质元素的有效性，间接影响离子吸收。一般情况下，大量元素的有效 pH 范围在微酸性至碱性（如图 3-13）。在碱性较强的环境中，Fe，P，Ca，Mg，Mn，Cu，Zn 和 B 等逐渐呈不溶解状态，被植物利用的有效性降低，Mo 却相反，随 pH 升高，有效性增加。在酸性环境中，P，K，Ca 和 Mg 等易溶解，但植物来不及吸收而易被淋失，因此酸性土壤（如红、黄壤）往往缺乏这四种元素。如果土壤溶液酸度过高（如咸酸田，一般 pH 可达 2.5～5.0），则由于 Al，Fe 和 Mn 等的溶解度加大，致使植物过量吸收而受毒害。

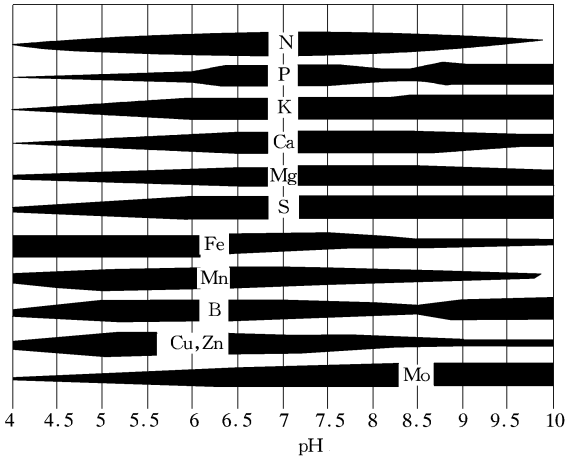


图 3-13　土壤溶液 pH 对矿质元素可利用性的影响
黑带厚度代表养分的溶解度

3. 土壤 pH 会通过影响土壤微生物的活动而影响土壤有机物质的矿化作用，后者直接影响土壤养分的供应状况。在酸性环境中根瘤菌会死亡，固氮菌失去固氮能力；在碱性环境中，对农业有害的细菌如反硝化细菌发育良好，使土壤氮素等减少，这些变化对氮素营养都不利。

由于以上种种关系，一般植物生育的最适 pH 为 6～7，但有些作物适于较酸性或较碱性的环境（如表 3-7，表 3-8）。栽培作物或溶液培养时应考虑外界溶液的酸碱度，以获得良好效果。

表 3-7　部分植物生长的最适 pH

植物	pH	植物	pH
苹果	5.5～7.0	山楂	6.5～7.0
梨	5.6～7.2	柿	6.0～7.0
桃	5.2～6.5	无花果	7.0左右
杏	5.6～7.5	石榴	4.5～8.2
樱桃	6.5～7.5	银杏	5.5～7.7
葡萄	6.5～8.0	茶	5.0～5.5
板栗	5.5～6.5	桑树	6.5～7.5
枣	5.2～8.0	松	5.0～6.0
柑橘	6.0～6.5	杉	5.0～6.0

(引自陆秋农)

表 3-8　部分蔬菜、花卉对 pH 的适应范围

pH	适　应　植　物
6.3～7.0(近中性)	菊花、蔷薇、石刁柏、草木犀、猫尾草、白三叶草、玉兰、桂花、牡丹、月季、风信子、水仙、晚香玉、文竹、香石竹、甘蓝、莴苣、豌豆和菠菜
5.3～6.2(微酸性)	鸢尾、胡枝子、欧洲防风、小糠草、草莓、牛角花、郁金香、绿巨人、龙利、澳洲坚果、芒果、袖珍椰子、散尾葵、五针松、孔雀柏、金边柏、鹤望兰、龟背竹、一品红、一叶兰、巴西木、红宝石、黄瓜、菜豆、豇豆、番茄、绿叶菜、南瓜、甜椒、萝卜及大多数禾本科植物
4.5～5.2(酸性)	杜鹃花、栀子、凤梨类、蕨类、马蹄莲、报春花、仙客来、悬钩子、绣球花、乌饭树、地毯草、假俭草、山茶花和西瓜

(六) 离子间的相互作用

土壤溶液中离子的相互作用,也会影响植物对离子的吸收和利用。离子间的相互作用,有的表现为协同促进,即一种离子的存在促进另一种离子的吸收或加强其作用,这种关系又称为相助作用。例如,Ca^{2+} 能促进 K^+,Rb^+ 和 NH_4^+ 的吸收,而 NO_3^-,$H_2PO_4^-$ 和 SO_4^{2-} 等阴离子则能促进 K^+,Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的吸收。另外,离子间也表现为竞争关系,即某一种离子的存在或过多会抑制另一些离子的吸收或降低其作用,这种关系又称为颉颃作用或相克作用,主要表现在阳离子和阳离子、阴离子和阴离子之间。例如,N 与 K,Cu 和 P 颉颃,K 与 Ca 和 Mg 颉颃,P 与 Zn,Fe 和 Cu 颉颃,Ca 与 B 颉颃,K 与 Zn 和 Mn 颉颃等。值得注意的是,相助作用与颉颃作用都是相对的,仅仅是对一定作物、一定生育期和一定离子浓度而言,有时在低浓度下是相助作用的离子,而在高浓度下却发生颉颃作用(如图 3-14)。因此,施肥时应考虑到离子间的平衡。

除上述因素外,光照、土壤含水量、菌根、砧木、激素和土壤微生物活动等因素对矿质元素的吸收也有明显影响。

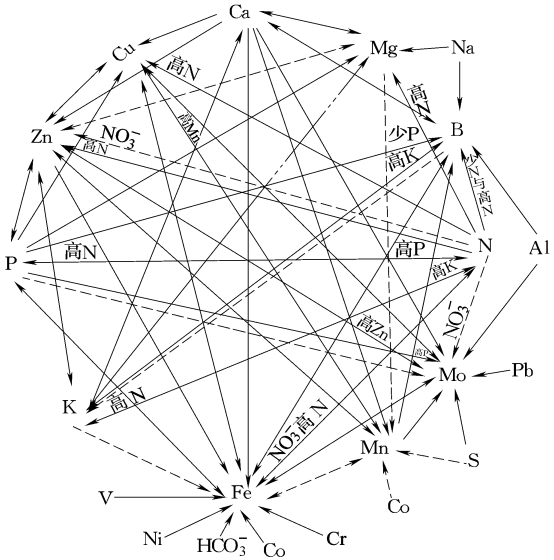


图 3-14　各营养元素之间的关系图

实线箭头表示颉颃作用，虚线箭头表示相助作用

五、植物地上部分对矿质离子的吸收

(一) 根外营养的概念

植物除了根系以外，地上部分（茎、叶片和幼果等器官）也可以吸收少量矿质元素，这个过程称为根外营养。地上部分吸收矿物质的器官主要是叶片，所以又称为叶片营养或叶面营养。农业生产中有时将一些速效性肥料直接喷施于植物地上部分，供植物吸收，这种施肥方法称为根外施肥或叶面施肥。

(二) 根外对矿质养分的吸收

植物根外对矿质元素的吸收，主要是通过叶片的气孔或茎表面的皮孔进入植物体内，也可通过植株体表的角质层进入植物体内。其吸收过程为：溶质通过扩散作用透过角质层孔道及气孔内的细胞间隙，进入自由空间到达表皮细胞外侧壁，再经细胞壁中的外连丝结构（如图 3-15）到达表皮细胞的质膜，进而被转移到细胞内部，最后到达茎、叶中的韧皮部。外连丝是外部营养物质进入植物体的重要通道，它遍布于表皮细胞、保卫细胞和副卫细胞的外围。这些过程与离子进入根细胞无本质区别，也是一个与代谢有关的过程。当植物生理机能旺盛时，叶片吸收矿质养分的能力也增强。但是叶片对矿质养分的吸收和运转速率比根快，植物能迅速和及时地得到所需的矿质养分。

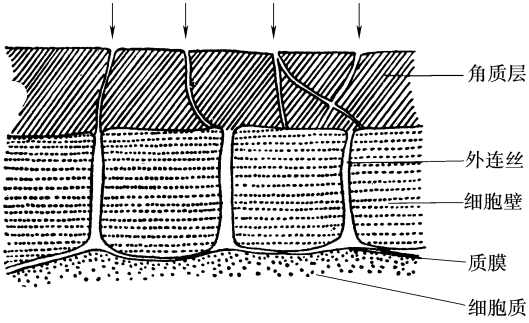


图 3-15　外连丝示意图

(三) 影响根外营养的因素

根外施肥时营养物质进入植物体内部的数量与植物种类、叶片年龄以及外界环境条件等多种因素有关。双子叶植物叶表面积大,对溶质的吸收比单子叶植物多。幼嫩叶片由于角质层薄,溶质的吸收比成长叶片迅速。对成长叶,一般叶面表皮的角质层比叶背面厚些,所以叶背比叶面易于吸收。由于叶片吸收矿质盐也是一个与代谢有关的过程,所以温度下降,叶片吸收养分也慢。由于叶片只能吸收液体,如果溶液水分蒸发干,溶质就不易透入叶片。溶液在叶面上的时间越长,吸收盐的数量就越多,凡是影响液体蒸发的外界环境如风速、气温及大气湿度等,都会影响叶片对营养元素的吸收量。因此,根外追肥的时间以选择在早晨或傍晚较为理想(阴天例外)。溶液质量分数宜在 1.5%～2.0%以下,以免烧伤植物。

(四) 根外营养的特点与应用

根外施肥具有用量少,见效快(如叶喷尿素后在 24 h 内即有 80%以上被吸收),可避免肥料被土壤固定或淋失等特点。且对于作物生长的特殊阶段,或在一些特殊环境条件下,根外施肥具有不可替代的作用。如在作物生长后期根系活力降低,吸收能力减弱时,或是土壤结构差,根系生长不良,某些元素易被土壤固定,有效性低,矫治植株某些微量元素缺乏症,植株因内部营养竞争而影响花、果等器官的正常发育,或者由于生长期间的自然灾害(霜害、雹害、风害)和病虫害,植株衰弱而急需恢复时,可应用根外追肥以迅速满足植株生长发育的需要。因此,根外施肥在农业生产上被广泛采用。但是,根外追肥进入植株的营养元素数量少,只是起补充和调节作用,而且喷施效果只在当年或生长季节中的某一时期内有效,所以不能完全代替土壤施肥,只有两者结合,才能取得最佳效益。此外,根外喷施杀虫剂(内吸剂)、杀菌剂、植物生长调节剂、除草剂和抗蒸腾剂等措施,都是根据根外营养的原理进行的。由此可见,根外营养在农业生产中应用的比重越来越大。

第三节　矿质元素在植物体内的运输和分配

根部吸收的矿质离子，只有少部分为根的生长发育和代谢活动所利用，其余大部分运输到植物的地上部分。叶片吸收的矿物质的去向也是如此。广义地说，矿质元素在植物体内的运输，包括矿物质在植物体内向上、向下的运输，以及在地上部分的分布与再次分配等。

一、矿质元素运输的形式和途径

植物根吸收的矿质元素以无机离子状态和同化为有机物质两种形式向地上部运输。根部吸收的无机氮化物，大部分在根内转变为有机氮化物，如氨基酸和酰胺等，成为氮素运输的主要形式，还有少量以硝酸根形式向上运输。磷酸主要以正磷酸形式运输，但也有一部分转变为有机磷化合物，然后才向上运输。硫的运输形式主要是硫酸根离子，但有少数是以蛋氨酸及谷胱甘肽的形式运输的。金属元素则以相应的离子形式运往地上部。

矿质元素以离子形式或其他形式进入导管后，随根压流或蒸腾流沿木质部导管向上运输，这是矿质元素在植物体内纵向长距离运输的主要途径，也可以按浓度差而扩散。

根吸收的矿质元素在运输过程中，也可以从木质部的木射线横向运输到韧皮部，并沿韧皮部向上或向下运输。叶片吸收的矿质离子则主要通过韧皮部向下运输，特别是在植物的特殊生长发育阶段，如多年生植物在秋、冬季叶片脱落前，叶片中的矿质元素大量向根部和茎秆运输。但由于韧皮部和木质部之间存在横向运输，所以叶片吸收的矿质元素向上运输是通过韧皮部和木质部（如图3-16）。

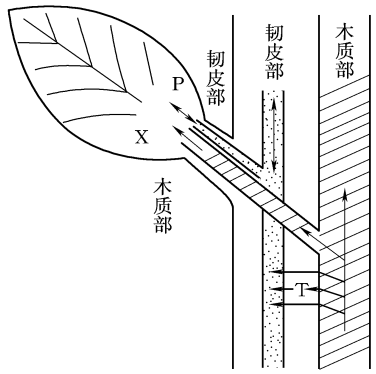


图 3-16　植物茎内养分向叶及向下的长距离运输以及由木质部向韧皮部转移
T. 转移细胞　P. 韧皮部　X. 木质部
（引自 Marschner，1986）

二、矿质元素在植物体内的分配和再利用

矿质元素在地上部分各处的分布，因离子在植物体内是否参与循环而异。某些元素（如K）进入地上部后仍呈离子状态，有些元素（如N，P和Mg）形成不稳定的化合物，不断分解，释放出的离子又转移到其他需要的器官去。这些元素便是参与循环的元素，或称之为可再利用的元素。这些元素在植物体内大多数分布于生长点、嫩叶、花、果实和正在发育的种子等生长、代谢旺盛的部位，当器官衰老或代谢活动方向发生改变时，这些元素被释放出来，参与植物体内离子循环。

所以植物缺乏这些元素时，病征首先发生在老叶部位。

另外一些元素（如 S，Ca，Fe，Mn，B，Zn 和 Mo 等）在细胞中呈难溶解的稳定化合物，特别是 Ca，Fe 和 Mn，被植物地上部分吸收后即被固定而不能移动，这些元素不能参与体内离子循环，称为非再利用元素。这些元素往往集中分布于较老的叶片或其他衰老的器官中，当植物缺乏这些元素时，症征首先出现在幼嫩的茎尖或幼叶等部位。

植物体内的矿质元素，除了可以在器官和组织间重新分配外，有一部分还会排出体外。矿质元素排出植物体主要通过两种形式：一种是经过根部释放到土壤中去，另一种是叶中的矿质元素被雨、雪、露和雾等淋洗而丢失。这种现象，在生活力衰退的器官中较为严重，例如一年生植物在生长的末期，落叶树叶片在秋季脱落之前。植株被雨水淋洗出的物质主要是 K 和 N，还有糖、有机酸和植物激素等。从地上部分淋洗到土壤中的物质，又被植物重新吸收。这一过程也可视为离子循环的一部分。所以，植物体内离子在组织之间处于高度动态之中。

营养元素在土壤与植物体内的运转情况如图 3-17 所示。

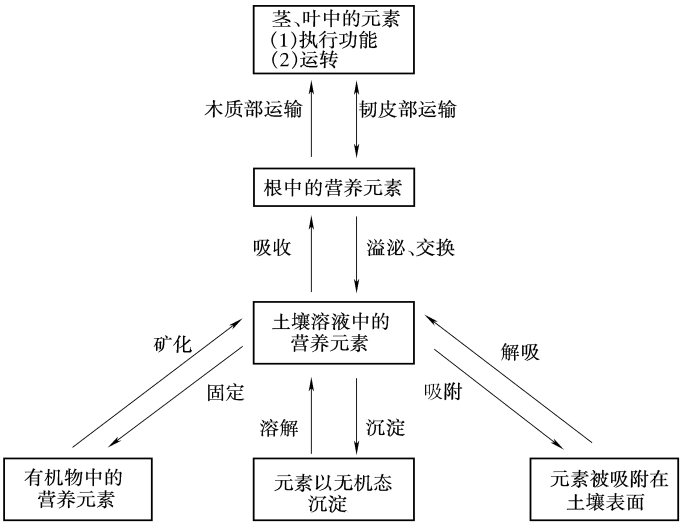


图 3-17　营养元素在土壤与植物体内发生相互作用的部位与过程

第四节　植物的氮素同化与利用

一、植物的氮源

空气中含有近 78% 的氮气（N_2），但植物却无法直接利用这些分子态氮，只有某些微生物（包

括与高等植物共生的固氮微生物）才能利用大气中的氮气以合成含氮有机化合物。对大多数陆生植物而言，其所利用的氮源主要来自土壤。

土壤中的有机含氮化合物主要来源于动物、植物和微生物躯体的腐烂分解，但是这些含氮化合物大多是不溶性的，通常不能直接为植物所利用，植物只能吸收其中的氨基酸、酰胺和尿素等水溶性的有机氮化物。尿素虽是植物良好的氮源，但由于它易被分解为 NH_3 和 CO_2，所以施入田间的尿素，也只有一部分是以尿素分子的形式被植物吸收。

植物的氮源主要是无机氮化物，而无机氮化物中又以铵盐和硝酸盐为主。植物可以直接利用来自土壤中铵态氮（NH_4^+）合成氨基酸，而植物吸收的硝酸氮（NO_3^-）则必须经过代谢还原成铵态氮后才能被利用。

二、硝酸盐的还原

大多数陆生植物虽能吸收 NH_4^+，但在一般田间条件下，NO_3^- 是植物吸收的主要形式。NO_3^- 进入细胞后，就被硝酸还原酶（NR）和亚硝酸还原酶（NiR）还原成 NH_4^+。在此还原过程中，每形成一个分子 NH_4^+ 要求供给 8 个电子。硝酸盐还原的过程如下：

$$\overset{+5}{N}O_3^- \xrightarrow[\text{硝酸还原酶}]{+2e^{-1}} \overset{+3}{N}O_2^- \xrightarrow[\text{亚硝酸还原酶}]{+6e^{-1}} \overset{-3}{N}H_4^+$$

硝酸还原酶是一种诱导酶或适应酶。所谓诱导酶是指植物体内本来不含有某种酶，但在特定外来物质（如底物）诱导下，可以生成这种酶。若环境中无硝酸盐存在，则硝酸还原酶不出现。亚硝酸还原酶催化亚硝酸盐（NO_2^-）还原为铵（NH_4^+）。在正常有氧条件下，由 NR 催化形成的亚硝酸盐，很少在植物体内积累，因为在植物组织中亚硝酸还原酶的存在量大。在还原过程中，除需酶参与外，还需有 Mo，Fe，Cu，Mn 和 Mg 等元素参加，缺乏这些元素时，其还原过程受阻，影响氮素同化。

硝酸盐还原可在根和叶内进行，通常绿色组织中硝酸盐的还原比非绿色组织中更为活跃。一般说来，外部供应 NO_3^- 水平低时，还原主要在根中进行；NO_3^- 量较大而根中还原力不足时，NO_3^- 可转运到地上部位进行还原（如图 3-18）。无论在根中还是在叶中，NO_3^- 的还原都在细胞质中进行。硝酸盐在根部及叶内还原所占的比例还受植物种类、植物年龄等多种因素影响。木本植物根的硝酸还原能力很强。作物中硝酸盐在根内还原能力依次为：燕麦＞玉米＞向日葵＞大麦＞油菜。此外，根中硝酸盐的还原比例还随温度和植物年龄的增加而增大。通常白天硝酸还原速率显著比夜间快，这是因为白天光合作用产生的 NADPH 和 NADH 等还原力增

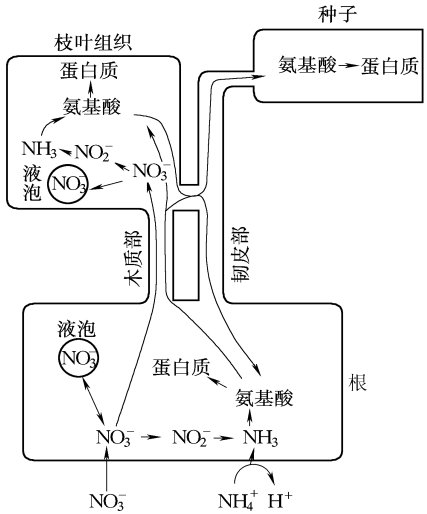


图 3-18　根吸收的氮在植株内的运转

多，光能促进底物对 NR 的诱导，从而促进了硝酸盐的还原。

三、铵态氮的同化

植物还原成的 NH_4^+ 或根系从土壤中吸收的 NH_4^+ 在体内可立即被同化为氨基酸，也可部分形成酰胺作为贮存、运输或解毒形式。氨的同化在根、根瘤和叶中进行，现已确定一切植物组织中，氨同化是通过谷氨酸合成酶循环进行的（如图 3-19），此过程中，谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合成酶起重要作用。

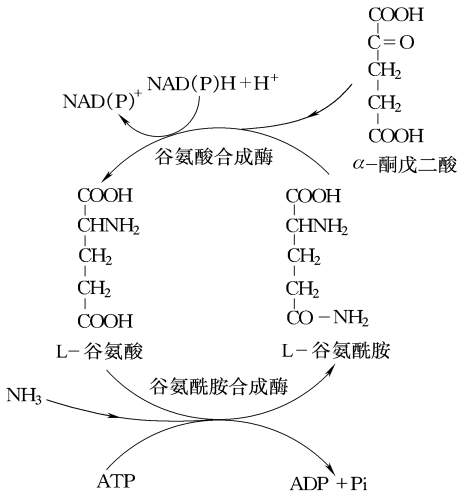


图 3-19　谷氨酸合成酶循环

所合成的谷氨酸和谷氨酰胺可进一步通过转氨基作用、氨基交换等一系列反应形成其他各种氨基酸。氨基酸又通过一系列的合成过程，形成各种不同的蛋白质。

四、生物固氮

在一定条件下，N_2 可与其他物质进行化学反应，固定形成氮化物，这个过程称为固氮作用。在自然固氮中，约有 10%是通过闪电完成的，其余 90%是通过微生物完成的。某些微生物把大气中的游离氮固定转化为含氮化合物的过程，称为生物固氮。生物固氮对农业生产和自然界中的氮素平衡，具有十分重大的意义。

生物固氮是由两类微生物来实现的。一类是非共生固氮微生物，包括细菌和蓝、绿藻，另一类是与其他植物（宿主）共生的微生物，例如，与豆科植物共生的根瘤菌，与非豆科植物共生的放线菌，以及与水生蕨类红萍（亦称满江红）共生的蓝藻（鱼腥藻）等，其中以根瘤菌最重要。固氮微生物体内含有固氮酶，它具有还原分子态氮为氨的功能。一般认为固氮酶是由钼铁蛋白和铁蛋

白构成的复合物,两者都是可溶性蛋白质。氨是生物固氮的最终产物,分子态氮被固定为氨的总反应式如下:

$$N_2 + 8e^- + 8H^+ + 16ATP \xrightarrow{\text{固氮酶}} 2NH_3 + H_2 + 16ADP + 16Pi$$

阅读材料 3-2 根瘤和菌根

有些土壤微生物能侵入某些植物的根部,与根建立互助互利的并存关系,这种关系称为共生,根瘤和菌根都是由于高等植物的根部与土壤微生物共生所形成的。

一、根瘤

根瘤是由固氮细菌、放线菌侵入宿主根部而形成的瘤状共生结构(如图 3-20,图 3-21)。它们的共生关系表现在:宿主供应根瘤菌生长所需的糖类、矿物质和水,根瘤菌则将宿主不能直接利用的分子氮在其固有的固氮酶作用下,转变成宿主可吸收利用的含氮化合物。由于具有根瘤的植物(如大豆、苜蓿)有固氮作用,因此在生产上可作绿肥使用。有人估计,全世界每年通过生物固氮的氮素可达 1.5×10^8 t,是工业年产氮肥的 3 倍,而且生物固氮不污染环境,节省能源。因此,通过遗传工程的手段使谷类作物和牧草具备固氮能力,已成为世界性的研究项目。

图 3-20　大豆根瘤
许多节结瘤是 *Rhizobium japinicum* 感染的结果

但要注意的是根瘤菌的种类很多,每一类群的根瘤菌只能与一定种类的豆科植物共生,如豌豆根瘤菌只能在豌豆、蚕豆和苕子等植物根中共生而不能在大豆、苜蓿等植物根中共生,因此,在

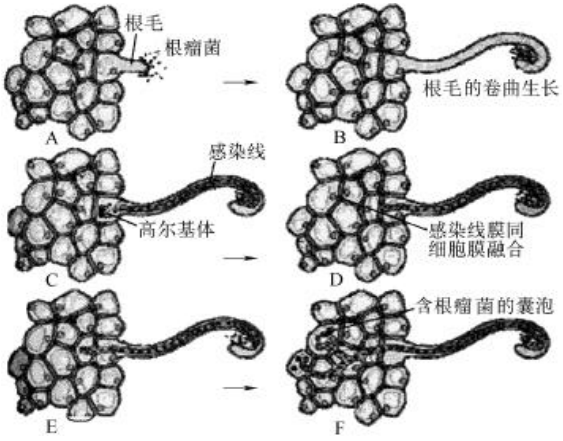


图3-21　根瘤菌侵染豆科植物根的过程

A 根瘤菌结合刚形成的根毛　B 随细菌产生影响因子，根毛呈现弯曲生长，根瘤菌在根毛圈内增生扩散　C 根毛壁的局部降解导致根细胞中高尔基体小泡感染形成感染线　D 感染线达到细胞终点后，它的膜同根毛细胞膜融合生长　E 根瘤菌在质外体中释放，渗透穿过胞间层达到质膜的亚表皮细胞，导致激发端开口与第一条感染线相通的新感染线的形成　F 感染线不断伸长分支直到目标细胞，在那里囊泡构成的膜将释放到细胞质中的细菌细胞包围

用根瘤菌制剂拌种时应用相应的制剂，才能达到提高产量的目的。

二、菌根

菌根是高等植物根与土壤中的某些真菌形成的共生体，可分为外生菌根（如图3-22）、内生菌根（如图3-23）和内外生菌根三种。外生菌根真菌菌丝大部分包在幼根的外面，少数侵入皮层细胞的间隙中，只有少数植物如杜鹃花科、松科等植物形成这类菌根。内生菌根是真菌侵入根的皮层细胞内，并在其中形成一些泡囊和树枝状菌丝体，大多数菌根属于此类，如禾本科、银杏的菌根。内外生菌根指真菌菌丝既可包在幼根外侧又能侵入宿主根细胞内，如苹果、银白杨和草莓等的菌根。

菌根的菌丝一方面从宿主处获取有机营养，另一方面可提高根的吸收能力，促进根际有机物质分解以便于根吸收，产生维生素B等生长活跃物质，促进根系的生长，增加豆科植物的固氮和结瘤率，提高苗木移栽、扦插成活率等。

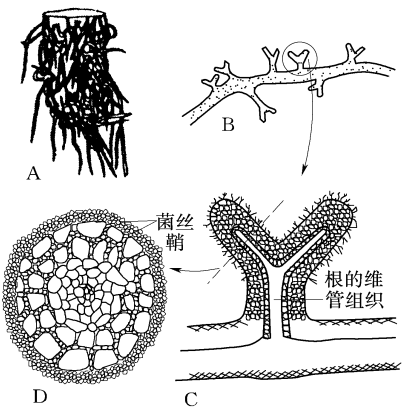


图3-22　外生菌根

A 栎树的外生菌根外形　B 端部分叉的菌根　C 为B图的放大　D 外生菌根的横剖面，示菌丝鞘

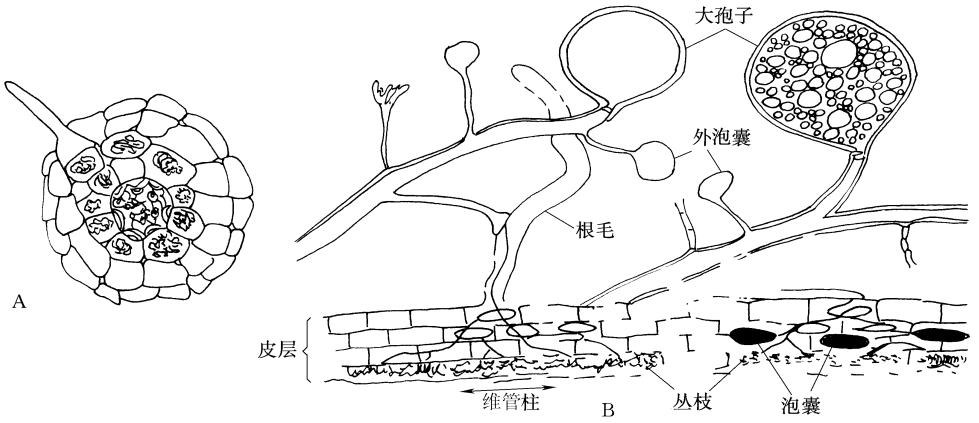


图 3-23　内生菌根 (VA 菌根)
A　小麦根横剖面,示内生菌根　B　菌丝在宿主根中的分布
(引自 Nicoson)

第五节　合理施肥的生理基础

植物在生长过程中,要从土壤中吸收大量的矿质元素,以合成有机物质。因此,对土壤施肥,补充土壤矿质元素,维持土壤肥力,是提高作物产量和质量的一个重要手段。要增产,不仅要有足够的肥料,而且还要合理施用。要合理施肥,就应根据矿质元素对作物所起的生理作用,结合作物的需肥规律,适时、适量地施肥,做到少肥高效。

一、合理施肥增产的原因

植物从土壤中吸收的主要是矿质元素,而作物的干物质和产品大部分都是通过光合作用形成的有机物质,所以,施肥增产的原因是间接的,是通过改善光合性能、调节新陈代谢和改善土壤环境而起作用。

1　改善光合性能,增加产物积累

施肥的作用首先表现在扩大光合面积上。合理施肥,特别是施用氮肥和有机肥,能显著增加作物的叶面积系数。合理施肥还能提高叶绿素含量,延长叶片寿命,从而提高光合强度,延长光合时间,减少光合产物的无效消耗,增加光合产物积累。此外,合理施肥 (如 P,K 肥) 还可改善光合产物的分配利用,提高经济系数,因而能增加产量。

2　调节代谢,控制生长发育

各种矿质元素在植物生活中都具有独特的生理作用,因此,在生产中根据矿质元素的生理作用,结合经营目的和植物的需肥规律,对植物适地、适时、适量地施肥,就能够调节植物的生长发

育，达到高产优质的目的。

3　改良土壤状况，满足植物需要

经常施用有机肥料不仅能为植物提供各种有机和无机养分，而且还能改良土壤结构，使土壤的水、气、热状况更加协调，使植物根系生长旺盛，吸收机能良好，从而为植物生长发育提供良好的土壤环境。良好的土壤结构还可促进土壤微生物的活动，加速有机物质的分解和转化，增强有效养分的供应能力。

上述三个原因中，以施肥能改善光合性能最为重要，尤其表现在扩大光合面积和延长叶片寿命对增产的影响上。

二、植物的需肥规律

(一) 不同作物的需肥特性不同

不同作物之间要求肥料的数量和比例不同。一般地说，从栽培目的出发，以茎、叶为收获目的的植物，如用材林木、叶菜、茶、桑、麻和羽衣甘蓝、银边翠、红甜菜等观叶花卉，为了使叶子嫩绿，叶片肥大，应多施 N 肥；以花、果、种子为栽培目的的植物，如观花花卉、果树、果用蔬菜和金柑、佛手、石榴、冬珊瑚等观果植物，宜多施 P 肥和 K 肥，以利植物早开花结果，同时也使花、果颜色更加鲜艳；以地下根、茎为栽培目的的植物，如块根、块茎类作物和球根类花卉，为促使地下部分能够积累较多的糖类，则应多施 K 肥。但不管栽培的目的如何，适时、适量供给 N 肥不可忽视。因为在 N 肥不足的情况下，植物不能形成一定的光合面积，即使多施 P 肥和 K 肥，也不可能获得预期效果。

(二) 同一作物不同生育期需肥特性不同

同一作物在不同生长发育阶段对营养元素的种类、数量、比例等有不同的需求，即作物营养的阶段性（如图 3-24，图 3-25）。一般情况下，在种子萌发期间，因为种子贮藏着丰富的养分，一般不需要从外界吸收矿物质；随着幼苗的长大，吸收养分的能力逐渐增强，养分吸收数量逐渐增

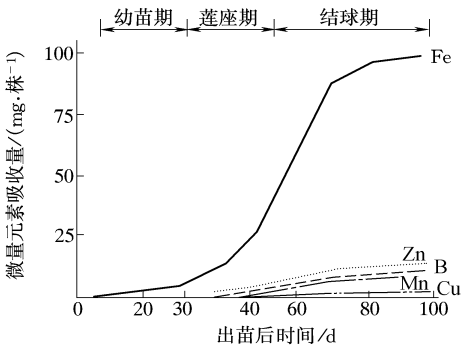


图 3-24　大白菜对微量元素的吸收动态

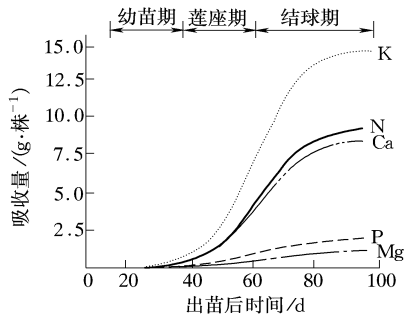


图 3-25　大白菜对大量元素的吸收动态

多，近开花、结实期，吸收养分的数量达到最大值；以后随着生长的减弱，养分吸收下降，至成熟期即停止吸收养分，衰老时甚至有部分矿质元素排出体外。

应当着重指出，在作物生长发育的过程中，有一个时期对某种养分要求的绝对数量虽然不多，但极为迫切，其作用也极为显著。若此期这种营养缺乏或过多，对作物生长发育会造成损失，这时造成的损失是以后很难纠正和弥补的。这个在植物生命周期中对缺乏某种矿质养分最敏感的时期称为养分临界期。在不同植物种类和外界条件下，营养元素临界期出现的时期不同，如大多数作物的 P 养分临界期都在幼苗期，N 养分临界期是在营养生长转向生殖生长的时期。在临界期前施用相应肥料，是施肥的关键。

作物不同生育期中施用肥料的效果也有明显差别，其中某个时期，对某种养分需求的绝对数量和相对数量都最多，而且吸收速率最高，所吸收的某种养分发挥的增产潜力也最大，这一时期称为作物营养最大效率期。一般以种子和果实为收获对象的作物其营养最大效率期在生殖生长阶段，此期施用某种营养元素，是施肥的正确时期。

作物营养虽有其阶段性和关键时期，但也不可忽视作物吸收养分的连续性。任何一种作物，除了养分临界期和营养最大效率期外，在各个生育阶段中适当供给养分仍是必需的。不注意作物吸收养分的连续性，作物的生长和产量也会受到影响。因此，在施肥实践中，应施足基肥，重视种肥和适时追肥，才能为作物丰产创造良好的营养条件。

(三) 最小养分率与最大养分率

植物生长发育中需要吸收各种养分，无论是大量元素还是微量元素，它们的作用是同等重要的。相对于适宜量而言，限制作物产量的只是土壤中那个相对含量最少的营养元素，产量也在一定程度上随这种元素的增加而增加。最小养分随条件而常处于动态变化之中（如图 3-26）。

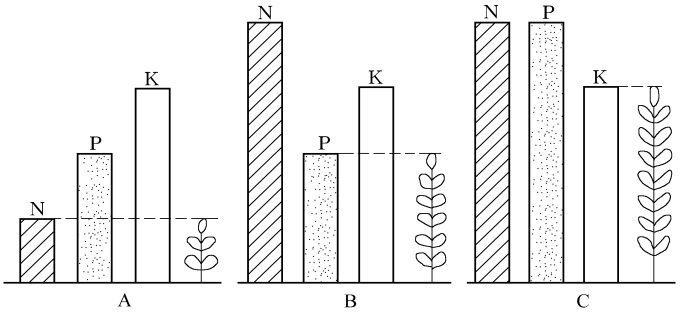


图 3-26　最小养分随条件而变化的示意图

A　氮是最小养分　B　磷是最小养分　C　钾是最小养分

同理，某种养分过多也会限制作物产量。一方面是过多时的直接毒害，如氨中毒；另一方面，常会因一种元素过多而造成另一种元素的吸收困难而出现亏缺。

三、合理施肥的指标

要合理施肥,就要全面掌握土壤肥力和植物营养状况。有了这两方面的资料,方能根据土壤肥力,配施适量基肥;依据作物各生长阶段的营养状况,及时追肥。

(一) 土壤营养丰缺指标

土壤肥力是个综合指标,根据中国农业科学院调查,每公顷产 6～7.5 t 的小麦田,除了具有良好的物理性状外,还要求有机质含量达 1%,总氮含量在 0.06%以上,速效氮 30～40 mg·L^{-1},速效磷在 20 mg·L^{-1}以上,速效钾 30～40 mg·L^{-1}。由于各地的土壤、气候、耕作管理水平不同,所以对作物产量和土壤营养的要求也各异。因此,施肥指标也要因地因作物而异,不能盲目搬用外地经验,只有通过本地的大量试验和调查,才能确定当地土壤的营养丰缺指标。

(二) 作物营养丰缺指标

土壤营养指标并不能完全反映作物对肥料的要求,而植物自身的表征,应该是最可靠最直接的指标。

1. 施肥的形态指标

施肥的形态指标即根据作物的长势、长相和叶色变化判断作物的营养状况,从而补充作物所缺肥料。

⑴ 长相 一般来说,氮肥多,植株生长快,叶片大,叶色浓,株型松散;氮不足,生长慢,叶短而直,叶色变淡,株型紧凑。广东农民总结出水稻高产的长相是:分蘖期间,叶成"公鸡尾",叶尾距离大,稻丛似兰花(或水仙花);拔节期间,叶成平头,叶尾距离小,稻丛似"洗锅刷";孕穗期间,包胎叶挺直,短硬,叶成"竹枪头",稻丛似"扫帚"。河南农民总结出小麦苗期的叶片长相为:瘦弱苗像马耳朵,壮苗像骡耳朵,旺苗像猪耳朵。这些经验对合理施肥很有参考价值。

⑵ 叶色 功能叶的叶绿素含量与含氮量相关,叶色深,则表示氮和叶绿素含量都高。叶色对施肥的反应快,施无机肥料 3～5 d,叶色即可反应出来,比生长反应快。江苏省农民应用陈永康在单季晚粳稻高产栽培中总结出的"三黑三黄"(在分蘖、拔节和孕穗期叶色加深,而在分蘖末期、幼穗分化和临抽穗期叶色褪淡)经验看苗追肥,使水稻生长表现为"前期发得起,发而不过头;中期稳得住,稳而不落瘦;后期壮而健,壮而不早衰"。广东省潮汕老农总结出丰产水稻叶色变化的规律为,早稻"乌、赤、青",晚稻"青、赤、青",并用这些规律看叶色追肥。

2. 施肥的生理指标

施肥的生理指标即通过测定植株矿质元素含量、叶绿素含量、可溶性糖含量、酰胺、淀粉含量以及某些酶的活性等来判断植物营养的丰缺情况。通过化学分析,找出不同作物在不同土壤条件下、不同生育期、不同组织的生理指标与植物生长和产量的关系,以此来指导施肥。叶片分析最好与土壤分析结合起来,相互补充,相辅为用。因为叶片分析只知道组织的营养水平,对土壤营养水平,特别是土壤是否因 pH 过高或过低以及其他逆境因素对矿质吸收造成影响不清楚。

四、提高肥效的途径

生态因子如水分、养分、pH、空气、光、温、品种、微生物及栽培条件等，均在作物产量和品质形成中起作用。除直接影响外，生态因子还通过影响施肥效果而间接地影响作物生育和产量。要获得良好的施肥效果，必须科学地结合其他生态因子，并重视养分间的配合与比例。

㈠ 肥水适当配合，以水控肥，以肥济水

水分不但是植物吸收矿质营养的重要溶剂，而且又是矿物质在植物体内运输的主要媒介，同时还能强烈影响生长，从而间接影响植物对矿物质的吸收和利用，还可免除无机肥料烧伤植物的弊病。所以，适当灌溉，可大大提高肥效。当施肥过多有徒长趋势时，又可通过节制水分来抑制肥料的吸收和利用，正如农民所说，水是肥的开关。

反过来，肥也可以济水。肥料充足时，植物对水分利用较经济，而且也较抗旱。已知增施肥料能降低蒸腾系数，特别是在贫瘠土壤上，效果更为显著。这是由于施肥后生长加强，光合作用受到促进，干物质积累随之加快。

㈡ 适当深耕，改善土壤条件

适当深耕，增施有机肥，可以促进土壤团粒结构的形成，增强土壤的保水保肥能力，改善土壤的通气状况，促进根系发育，增加吸收面积，同时有利于根系对矿质的主动吸收。

㈢ 改善光照条件，充分发挥肥水的作用

前面说过，施肥增产的原因是改善光合性能。因此，改善光照条件，提高作物光合效率，是充分发挥肥料效益的关键因素。合理密植，通风透光，使作物制造更多的有机物质，用于躯体的扩大生长，一则强大的根系有利于矿质的吸收，二则繁茂健壮的地上部分增强了矿质的利用。反之，密度过大，株间光照不足，影响光合作用，此时虽有充足的肥水，但起不到增产作用，还会造成徒长、倒伏，最后导致减产。

㈣ 重视平衡施肥

如果土壤某一必需元素不足，它便成为肥料利用的限制因素，即使其他养分都充足，作物产量也难以提高。矿质元素的平衡对农产品品质影响也极大，生产上的“瓜菜不香，水果不甜”常由养分不平衡所致。所以，要克服传统的偏施氮肥、重施磷肥、少施钾肥、忽视微量元素的做法。要根据土壤的情况合理搭配各种元素，并增施微量元素。另外，根外施肥也是一种经济、快速、有效的方法。

阅读材料 3–3 :无土栽培

19 世纪中叶植物的无机营养理论被证实之后，人们就把无土栽培视为“理想中的农业”。近 40 年来国外已将无土栽培大规模用于生产，国内在近 20 多年也陆续由实验阶段进入小面积生产并正逐渐推广扩展。

一、无土栽培的基础条件

温室或大棚内(或其他设施内)的无土栽培,其硬件基础主要有:栽培用基质、装放基质的容器和营养液输排液管道等三部分。必需的软件条件为:作物选择、作物营养调配和营养液的管理技术。

二、无土栽培种类和设施

(一)种类

常用的无土栽培系统有:水培(如营养膜技术 NFT)、砂培和岩棉栽培等。无土栽培的基质类型如图 3-27 所示。

无土栽培
- 基质(固体基质栽培)
  - 有机基质:草炭、锯末、稻壳和树皮等
  - 混合基质:草炭+珍珠岩等
  - 无机基质
    - 粒状如沙培、陶粒培
    - 泡沫基质如聚乙烯等泡沫塑料
    - 纤维基质如岩棉、矿棉
    - 其他如蛭石、珍珠岩
- 半基质栽培:栽培容器中,基质营养液和空气各占一定比例
- 无基质(非固体基质)栽培
  - 水培
  - 水气培(水培与喷雾培的中间型)
  - 喷雾培(气培或雾培)

图 3-27　无土栽培的基质类型

(二)设施

无土栽培的种类在生产上归纳为两种栽培系统,即 NFT 系统和固体栽培系统。

1. NFT 系统

NFT 系统即营养膜技术。这是一种营养液循环的液体栽培系统,该系统让流动的薄层营养液流经栽培槽中的植物根系来栽培植物。流动的薄层营养液除了可均衡供应植物所需的营养元素和水分外,还能充分供应根系呼吸所需的氧气。由于植物不断消耗养分和水分,因此要经常补充。

2. 固体栽培系统

固体栽培系统是由固体物(如蛭石、珍珠岩、陶粒、岩棉和砂砾等)作为栽培基质,将植物栽培在固体物中。这种栽培系统也是由营养液供给植物营养和水分,它可以采用循环的营养液供应系统,也可采用非循环方式,即用营养液进行滴灌,这两者都能取得良好效果。

无土栽培属保护地栽培形式,除采用上述设施外,还需有与其配套的温室大棚等环境条件和计算机管理系统,使作物地上部分和地下部分都处于最佳状态,使之一年四季都能进行生产。

三、营养液

在无土栽培中无论哪种类型都需要加入营养液,因此营养液是无土栽培的核心。营养液是由含各种植物营养元素的化合物溶解于水配制而成,其组成成分有水、含有营养元素的化合物及

辅助物质。

(一) 水

营养液中绝大部分是水,因使用目的不同,对水质的要求亦不同。在研究营养液新配方及某些营养元素的缺乏病征时,需要使用蒸馏水或去离子水。在大生产中可使用雨水、井水和自来水。

(二) 营养元素化合物及辅助物质

营养液中含有植物必需的大量元素和微量元素的各种化合物,其营养液 ψ 一般为 −0.15～−0.03 MPa 之间,较适中的浓度时 ψ 约为 −0.09 MPa。营养液中各种化合物浓度和比例应根据生理平衡和化学平衡原则来确定。进行营养液的配制时,需根据不同目的,选用不同纯度的试剂。若要研究营养液新配方及探索营养元素缺乏症等试验,除特别要求精细外,一般用化学纯级即可。在生产中,除了微量元素用化学纯试剂或医药用品外,大量元素的供给多采用农业用品,以利降低成本。营养液的 pH 控制在 5.5～6.5。这是因为植物根系不受伤害的 pH 范围是 4～9 之间,同时营养液 pH 过高或过低会影响营养元素的有效性。pH＞7 时,P,Ca,Mg,Fe,Mn,B 和 Zn 等的有效性都会降低,特别是 Fe 最突出。pH＜5 时,由于 H^+ 浓度过高会对 Ca 产生显著的颉颃,使植物吸收 Ca 减少而出现缺 Ca 症。现在世界上已发表了无数的营养液配方,其中以美国植物营养学家霍格兰特 (Hoagland D. R) 研究的营养液配方表 (参见表 3−1　几种常用的营养液配方) 最为有名,正被世界各地广泛使用。

四、营养液的管理

作物根系大部分生长在营养液中,并吸收其中的水分、养分和氧气,从而使其浓度、成分、pH 和溶解氧等不断变化。同时根系也分泌有机物质于营养液中,且有少量衰老的残根脱落于营养液中,致使微生物也会在其中繁殖,外界温度也时刻影响着液温。因此,必须通过增氧、补充水分和养分、调整营养液的 pH 和温度等措施对上述影响因素进行调控。

目前,无土栽培的应用范围已经迅速扩大到人类生产、生活的许多方面 (如图 3−28)。

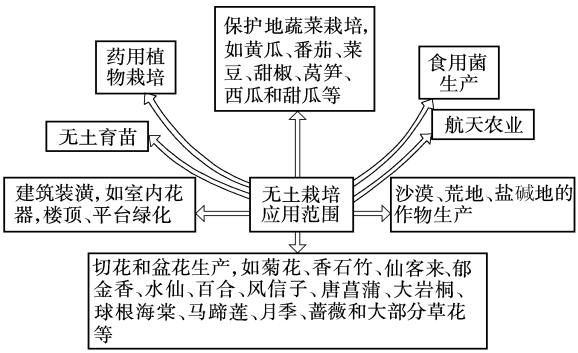


图 3−28　无土栽培应用范围示意图

五、无土栽培的优缺点

无土栽培是一个将先进的科学技术用于生产上的设施农业,它的兴起使农业、园艺和林木生

产进入了新的技术发展阶段。无土栽培的优点可概括为：

1 不受土地条件的限制

无土栽培改变了“万物土中生”的依赖土地生存的传统观念和土壤耕种方式，可以在不能进行植物生产的地方如荒漠、沙滩、戈壁和重盐碱地等进行植物生产，以充分利用地球上的太阳能。在家庭、办公室可利用窗台、阳台、走廊、屋顶及其他空闲地方栽种植物，这不仅可以创造经济效益，还可以美化环境，净化空气。

2 改善作物品质

无土栽培不仅产量高，而且品质佳。无土栽培没有杂草，也不存在由土壤感染而发生病虫害，它能避免因使用农药、除草剂而造成的农产品污染，因此应用无土栽培生产的蔬菜瓜果等属于无公害食品，有益于人体健康。

3 节省水、肥

无土栽培中，营养液直接供给植物根部，完全避免了土壤的吸附及地中渗漏，节约肥料和水资源。

4 节省劳动力

无土栽培的营养液一般以自动化供应，节省了从灌溉到施肥的劳动力。

5 便于工厂化生产

无土栽培充分显示出农业可以像工业生产一样，机械化、自动化生产作物，完全由人工控制植物生长。

此外，无土栽培方法在某种条件下也有其缺点。例如，在经济和技术水平较低时，无土栽培显现的缺点有：无土栽培因设备现代化，初期投资大；无土栽培的营养液管理（pH、浓度、水溶氧等调节）需要一定的植物营养和化学知识，技术性强；病原菌一旦侵入营养液，则危害快，损失大。

无土栽培技术是由人工严密控制的精密农业，能充分满足植物所需的条件，保证作物生长发育过程顺利进行，势必带来产量的大幅度提高，是现代农业发展的必然趋势，具有十分诱人的广阔发展前景。

小 结

借助溶液培养法或砂基培养法，人们了解到植物的正常生长发育必需碳、氢、氧、氮、磷、钾、硫、钙、镁、铁、锰、硼、锌、铜、钼、镍和氯 17 种元素，故称这 17 种元素为植物的必需元素。其中碳、氢、氧是由 CO_2 和 H_2O 提供，其余 14 种主要由土壤提供，称为矿质元素。根据植物需要的多寡，将植物的必需元素分为大量元素和微量元素。

植物必需矿质元素在活细胞内除了可作为细胞结构物质的组成成分外，还参与代谢活动及生长发育的调节、细胞的渗透调节及细胞质的电化学平衡等多种生理、生化过程。不同矿质元素的作用不同，植物缺乏某种矿质元素时呈现特征性病征。植物生长环境中的各种矿质元素种类、比例适当时，植物生长发育良好。

矿质元素只有溶解在水中才能被植物吸收。根部吸收离子的数量不与溶液中的离子数量成

正比,有的吸收多,有的吸收少或不能吸收。此外,对同一盐类的阴、阳离子的吸收量也有差别。这表明根系对矿质元素的吸收具有选择性。

根系所吸收的溶质从根表皮被运送至中柱导管是通过共质体和质外体两条途径同时、交互进行的。进入根系导管的矿质元素和水随蒸腾流一起上运至植物的茎、叶。根部吸收的矿质向上运输主要通过木质部,叶片吸收的离子在茎内向上或向下运输的途径主要通过韧皮部,但木质部与韧皮部之间存在横向运输。易被重复利用的元素如氮、磷、钾等,多分布于代谢旺盛的幼嫩部分;不易被重复利用的元素如钙、铁等,多分布于老组织中。

根系吸收的氮素主要是硝酸盐和铵盐,前者被根系吸收后被还原为氨。硝酸盐还原在根部和地上部都可进行。氨的同化过程主要是先合成谷氨酰胺和谷氨酸,然后氨基再通过氨基转移酶的作用被用于其他氨基酸的合成。

在农业生产中应为作物根系创造最适的吸收养分的环境条件,以达丰产、高产、优质。施肥应根据作物的种类、不同生育期以及作物生产的目的等采取相应措施,同时应注意各种养分间的平衡。此外,还应注意肥料的用量,生产无公害的农产品,保护环境。

重要概念

矿质营养　必需元素　大量元素　微量元素　有益元素　水培法　砂培法　单盐毒害　离子颉颃　平衡溶液　主动运输　被动运输　离子的选择吸收　生理酸性盐　生理碱性盐　生理中性盐　诱导酶　生物固氮　营养最大效率期　养分临界期　无土栽培　根外营养　运输蛋白　可再利用元素　非可再利用元素

复习思考题

1　植物进行正常生命活动需要哪些矿质元素?用什么方法、根据什么标准来确定某种元素是否是植物的必需元素?

2　必需矿质元素在植物体内有何主要生理作用?试举例说明。

3　植物根系吸收矿质有哪些特点?植物根系主动吸收物质的步骤如何?

4　根对无机盐的吸收有哪几种方式,其主要区别是什么?

5　影响根系吸收矿质元素的外界条件有哪些?生产上采取何种措施可以促进根系对矿质养分的吸收?

6　离子的相互作用包括哪些内容?举例说明它在生产中的实用价值。

7　白天和夜晚硝酸盐还原速率是否相同,为什么?

8　作物的需肥规律是怎样的?

9　合理地施肥为什么能获得增产?从植物生理学角度讲,如何才能做到合理施肥?

10 植物缺素病征有的出现在顶端幼嫩枝叶上,有的出现在下部老叶上,为什么?请举例加以说明。

11 根外追肥主要优点和不足之处各有哪些?在什么情况下进行叶面施肥能取得较好的效果?

主要参考文献

1 李合生. 现代植物生理学. 北京:高等教育出版社,2002
2 杨世杰. 植物生物学. 北京:科学出版社,2003
3 陈忠辉. 植物与植物生理. 北京:中国农业出版社,2001
4 李德全. 植物生理学. 北京:中国农业科学技术出版社,2004
5 朱洪峰,韩慧君. 以色列农业在中国. 南京:江苏科学技术出版社,2000
6 陆秋农. 中国农业百科全书 果树卷. 北京:农业出版社,1993
7 郑湘如,王丽. 植物学. 北京:中国农业大学出版社,2003
8 武维华. 植物生理学. 北京:科学出版社,2003
9 王忠. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,2000

第四章　植物的光合作用

教学目标要求

理论目标：

1　了解光合作用的概念和意义。

2　理解叶绿体的结构、叶绿体色素性质、功能和光合作用概况。

3　掌握光合作用的指标、影响因素及其与产量的关系。

技能目标：

1　掌握光合作用指标的测定原理与技术。

2　学会植物光合作用的调控原理与方法，列举并分析在当地农业生产中以提高作物的光合效率来提高产量的有效措施。

绿色植物是地球上广泛分布的自养型生物，它的最基本的功能是能够利用光能进行光合作用，制造有机物质。它是地球上最大的有机物质生产者，是人类和其他生物生存的物质基础。

第一节　光合作用及其重要意义

一、光合作用的概念

光合作用通常是指绿色植物（包括光合细菌）利用光能，同化 CO_2 和 H_2O，合成有机物质，同时释放 O_2 的过程。光合作用的总反应式可表示为：

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow[\text{绿色植物}]{\text{光}} (CH_2O) + O_2$$

式中的 (CH_2O) 代表合成的以糖类为主的有机物质。光合作用的产物中，有近 40%的成分是碳素，因此光合作用也被称为碳素同化作用。

二、光合作用的重要意义

绿色植物的光合作用是地球上唯一的大规模地把无机物质转变为有机物质，把光能转变为

化学能的过程，它是生物体内所有物质代谢和能量代谢的基础，对整个生物界的生存发展，以及保护自然界的生态平衡都具有重要的意义。

（一）把无机物质变成有机物质

绿色植物的光合作用是地球上有机物质合成的最重要的途径，地球上几乎所有的有机物质都直接或间接地来源于光合作用。据估计，地球上每年的光合作用约固定 1.55×10^{14} kg 碳，合成 5×10^{14} kg 有机物质，这是世界上其他任何物质的生产所无法比拟的，所以有人把绿色植物喻为庞大的合成有机物质的绿色工厂。绿色植物合成的有机物质，不仅用于满足植物本身生长发育的需要，同时也为人类和其他动物提供食物来源，也是某些工业的原料。换句话说，人类生活所必需的粮、棉、油、菜、果、茶、药和木材等都是与光合作用有关的产物。

（二）蓄积太阳能量

植物在同化无机物质的同时，将光能转变为化学能，贮藏在所形成的有机物质中。据估算，植物每年通过光合作用所蓄积的太阳能为 6.2×10^{21} J，约为全人类所需能量的 10 倍。有机物质所贮藏的化学能，除了供植物本身和全部异养生物之用外，更重要的是可供给人类活动的能量来源。目前，工、农业生产和日常生活所需要的主要能源，如煤、石油、天然气及木材等，也都是古代或现代的植物通过光合作用所贮存的能量。因此可以说，光合作用是当今能源的主要来源。

（三）净化空气，保持大气中 O_2 含量和碳循环的稳定

地球上一切生物的呼吸作用和燃烧都要吸收大量 O_2 和释放大量 CO_2。地球上每秒钟要消耗 10^7 kg O_2，以这样的速率计算，大气中的 O_2 在 3000 年左右就会用完。然而，绿色植物广泛分布在地球上，不断地进行光合作用，吸收 CO_2，并每年向大气释放约 4.6×10^{14} kg O_2。这样就可保持大气层 O_2 含量稳定，维持大气中 O_2 的平衡。因此，从清除过多的 CO_2 和补充消耗的 O_2 角度看，绿色植物可以看成是一个自动的空气净化器。同时，大气中一部分 O_2 还可以转化为臭氧（O_3），在大气上层形成一个臭氧层，吸收太阳光线中对生物有强烈破坏作用的紫外线，使生物在陆地上能够活动和繁殖。

因此，光合作用是地球上一切生命存在、繁荣和发展的根本源泉。对光合作用的研究在理论和生产实践上都具有重要意义。作物、果树、蔬菜、花卉和林木等农林产品的产量和品质都直接或间接地依赖于光合作用。各种农林业生产的耕作制度和栽培措施，都是为了使植物更大限度地进行光合作用，以达到增加产量和改善品质的目的。所以，光合作用是合理农业生产的核心和重要理论基础。当今世界范围内要迫切解决的粮食、能源和环境问题都与光合作用密切相关。

第二节 进行光合作用的细胞器——叶绿体及叶绿体色素

绿色植物的叶片是进行光合作用的主要器官，而叶绿体是进行光合作用的重要细胞器（如图 4-1）。叶绿体的结构和化学成分详见第一章。叶绿体具有特殊的构造，并含有多种色素，这是

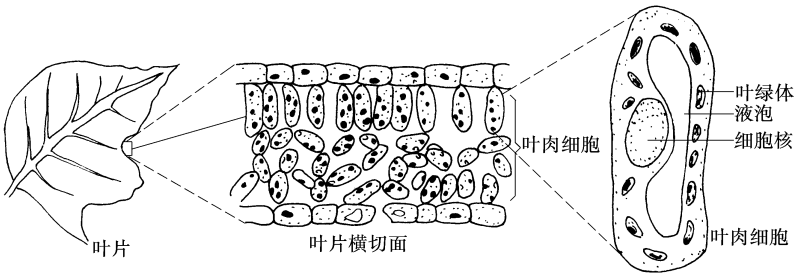


图 4–1　叶片的光合功能组织

和它的光合作用机能相适应的。

一、叶绿体色素及其性质

(一) 叶绿体色素的种类

叶绿体的化学成分中含有丰富的色素(约占干重 8%),色素是一类含有能吸收可见光谱中特定波长光的化学基团,即发色团的分子,在光合作用中起收集光能和能量转化等作用。光合色素主要有三类,分别为叶绿素、类胡萝卜素和藻胆素。高等植物和多数藻类植物含有两类色素,即绿色的叶绿素和黄色的类胡萝卜素。叶绿素主要包括叶绿素 a 和叶绿素 b,类胡萝卜素包括胡萝卜素和叶黄素。

(二) 叶绿体色素的理化性质

叶绿体色素都不溶于水,而易溶于酒精、丙酮和石油醚等有机溶剂。通常用含有少量水的有机溶剂如 80%的丙酮,或者 95%乙醇,或丙酮∶乙醇∶水=4∶4∶1 的混合液来提取叶片中的叶绿素,用于测定叶绿素含量。但在不同的溶剂中,四种色素的溶解度各不相同,利用这一性质可将四种色素从植物中提取出来,并且彼此分开。

按化学性质来说,叶绿素是叶绿酸的酯。叶绿酸是双羧酸,其羧基分别被甲醇和叶绿醇所酯化。所以叶绿素 a 和叶绿素 b 的结构简式可以写成:

$$\text{叶绿素 a}\quad C_{32}H_{30}ON_4Mg\begin{matrix}COOCH_3\\COOC_{20}H_{39}\end{matrix}$$

$$\text{叶绿素 b}\quad C_{32}H_{28}O_2N_4Mg\begin{matrix}COOCH_3\\COOC_{20}H_{39}\end{matrix}$$

叶绿素分子中的 Mg 不能自由移动,但容易被 H^+,Cu^{2+} 和 Zn^{2+} 等所置换。当被 H^+ 所置换后,即形成褐色的去 Mg 叶绿素。

$$C_{32}H_{30}ON_4Mg\begin{matrix}COOCH_3\\COOC_{20}H_{39}\end{matrix}+2HCl\quad C_{32}H_{32}ON_4\begin{matrix}COOCH_3\\COOC_{20}H_{39}\end{matrix}+MgCl_2$$

去 Mg 叶绿素能与其他金属盐，如铜盐起作用，H^+ 又被 Cu^{2+} 取代，形成绿色的铜代叶绿素，颜色比原来的叶绿素更鲜艳、稳定。根据这一原理，可用醋酸铜处理来保存绿色标本。

$$C_{32}H_{32}ON_4\begin{matrix}COOCH_3\\COOC_{20}H_{39}\end{matrix}+(CH_3COO)_2Cu\longrightarrow C_{32}H_{30}ON_4Cu\begin{matrix}COOCH_3\\COOC_{20}H_{39}\end{matrix}+2CH_3COOH$$

叶绿素在碱的作用下，其酯键可发生皂化作用，结果叶绿素分子中的甲醇和叶绿醇分离出来，生成叶绿酸的盐，能溶于水。但由于它保留有 Mg 核的结构，所以仍呈绿色。

$$C_{32}H_{30}ON_4Mg\begin{matrix}COOCH_3\\COOC_{20}H_{39}\end{matrix}+2KOH\longrightarrow C_{32}H_{30}ON_4Mg\begin{matrix}COOK\\COOK\end{matrix}+\begin{matrix}CH_3OH\\C_{20}H_{39}OH\end{matrix}$$

(三) 叶绿体色素的光学性质

叶绿体色素的光学性质中，最主要的是它能有选择地吸收光能和具有荧光现象。

叶绿体色素都能吸收光能，但它们对各种不同波长的光的吸收强度各不相同，也就是它们对光的吸收具有选择性，因而具有一定的吸收光谱。

1. 色素的吸收光谱

我们知道太阳光不是单色光，如果将它通过三棱镜，可以看到由红、橙、黄、绿、青、蓝、紫七种颜色的光所组成的连续光带，这种连续光带称为可见光谱（如图 4-2）。可见光的波长大约在 390～760 nm 之间。

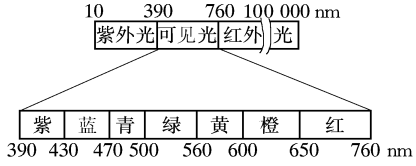


图 4-2　太阳光的光谱

叶绿体色素吸收光的能力极强。如果把叶绿素溶液放在光源和分光镜的中间，就可以看到光谱中有些波长的光被吸收了，因此，在光谱上出现黑线或暗带，这种光谱称为吸收光谱。叶绿素吸收光谱（如图 4-3）的最强吸收带有两个：一个在波长为 640～660 nm 的红光部分，另一个在波长为 430～

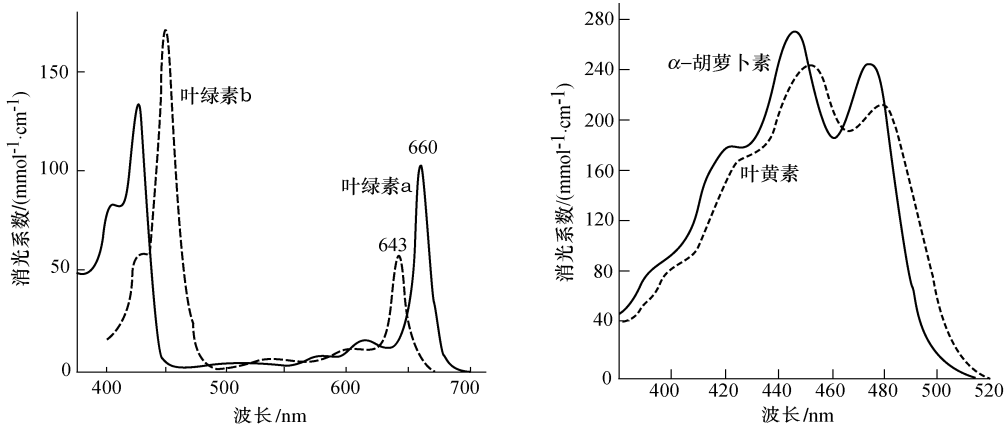


图 4-3　主要光合色素的吸收光谱

450 nm 的蓝紫光部分。在光谱的橙光、黄光和绿光部分只有不明显的吸收带，其中尤以对绿光的吸收最少。由于叶绿素对绿光吸收最少，所以叶绿素的溶液呈绿色。

叶绿素 a 和叶绿素 b 的吸收光谱略有不同。首先，叶绿素 a 的红光部分的吸收带宽些，在蓝紫光部分的窄些；而叶绿素 b 在红光部分的吸收带窄些，在蓝紫光部分的宽些。其次，叶绿素 a 在红光部分的吸收带偏向长波方向，而在蓝紫光部分则偏向短波方向。

胡萝卜素和叶黄素的吸收光谱与叶绿素不同，它们的最大吸收带在蓝紫光部分，而且在蓝紫光部分吸收的范围比叶绿素宽一些。

太阳的直射光含红光较多，散射光含蓝紫光较多。因此在阴天或背阴处，植物可以利用散射光进行光合作用。类胡萝卜素能吸收较多的蓝紫光，把能量转给叶绿素，使植物在较弱的光下，仍然能够进行一定强度的光合作用，这是植物在长期进化过程中所形成的一些特性。

2　叶绿素的荧光现象

将叶绿素溶液盛于试管内，在透射光下看呈绿色，在反射光下看呈深红色（叶绿素 a 为血红光，叶绿素 b 为棕红光），这种现象称为荧光现象。为什么会有荧光现象呢？

光是一种电磁波，各种电磁波的波长不同，对光合作用有效的可见光的波长是在 400～700 nm 之间。同时光又是一粒一粒地运动着的粒子流，这些粒子称为光子。光子的能量与光的波长成反比，波长越长（如红光），光子所带能量越小，波长越短（如蓝紫光），光子所带能量越大。

当叶绿素分子吸收光能后，就由低能级的基态提高到一个高能级的激发态（如图 4－4）。激发态的叶绿体分子极不稳定，可以通过放出所吸收的光能，迅速由激发态恢复到基态，这时发射光波，消耗能量。发射的光波就称为荧光。但由于消耗了一部分能量，因此发射出的光的波长比入射光的波长要长，使叶绿素溶液在入射光下呈绿色，而在反射光下呈红色。

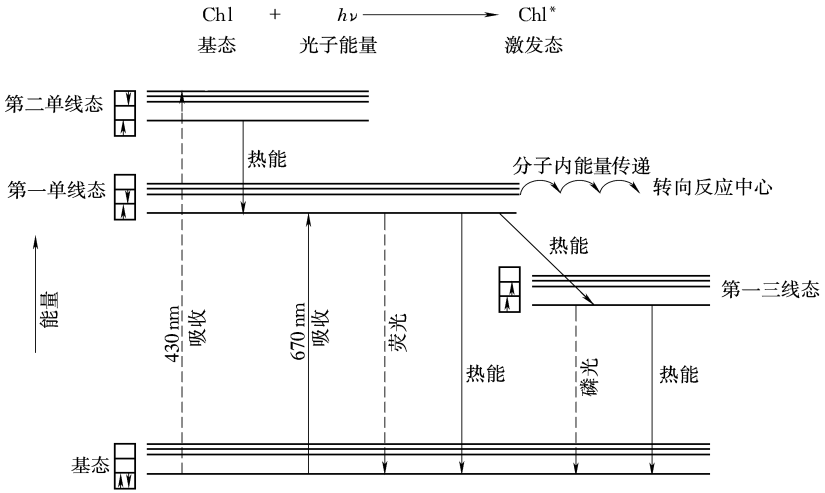


图 4－4　叶绿素分子能级跃迁图

叶绿素的荧光现象说明叶绿素能被光所激发，而叶绿素分子的激发是将光能转变为化学能的第一步。在整体植物中，叶绿素所吸收的光能被用于光合作用，因此看不到荧光现象。类胡萝

卜素也有荧光现象。

二、叶绿素的形成及其影响因素

(一) 叶绿素的形成

叶绿素和植物体内的其他有机物质质一样,经过不断更新,即叶绿素不断地分解与形成。

叶绿素的形成可以分为两个阶段:第一个阶段是合成叶绿素的前身物质——原叶绿素,原叶绿素是无色的,在化学组成上,它比叶绿素少两个氢原子;第二个阶段是原叶绿素在光下被还原,成为绿色的叶绿素。

(二) 叶绿素形成的影响因素

叶绿素的形成和破坏与光照、温度、矿质营养、水和 O_2 等条件都有密切关系。

1. 光照

光是叶绿素形成的必要条件。原叶绿素必须经过光照后才能合成叶绿素,从原叶绿素转变为叶绿素需要光,如果没有光照,就只能停留在这个步骤,而光过强,叶绿素又会受光氧化而被破坏。黑暗中生长的幼苗呈黄白色,遮光或埋在土中的茎、叶也呈黄白色,这种因缺乏光照或其他某些条件而影响叶绿素形成,使叶子发黄的现象,称为黄化现象。光线过弱,也不利于叶绿素的形成,所以,栽培密度过大或由于肥水过多而贪青徒长的植物,上部遮光过甚,植株下部叶片叶绿素分解速率大于合成速率,叶色变黄。

被子植物的叶绿素形成,一般都需要光照,然而藻类、苔藓、蕨类和松柏科植物在黑暗中可以合成叶绿素,其数量当然不如在光照下合成的多,柑橘种子的子叶及莲子的胚芽在无光照的条件下也能合成叶绿素,推测这些植物中存在可代替可见光促进叶绿素合成的生物物质。

2. 温度

叶绿素的生物合成过程,绝大部分都有酶参与,温度影响酶的活动,也就影响叶绿素的合成。一般来说,叶绿素形成的最低温度是 2～4℃,最适温度是 30℃左右,最高温度为 40℃。秋天叶子变黄和早春寒潮过后水稻秧苗变白等现象,都与低温抑制叶绿素形成有关。高温下叶绿素分解大于合成,因而夏天绿叶蔬菜存放不到一天就变黄;相反,温度较低时,叶绿素分解慢,这也是低温保鲜的原因之一。

3. 矿质营养

矿质元素对叶绿素形成也有很大影响。N 和 Mg 是叶绿素的组成成分,Fe,Mn,Cu 和 Zn 等则在叶绿素的生物合成过程中有催化作用或其他间接作用。因此,缺少这些元素时都会引起缺绿症,其中尤以 N 的影响最大,因而叶色的深浅可作为衡量植株体内 N 水平高低的指标。

4. 水分和氧气

叶片缺乏水分和 O_2,不仅抑制叶绿素的形成,还会促进原有叶绿素的分解。所以严重干旱和涝害时,叶子常表现黄褐色褪绿现象。

由于叶绿素的形成受许多条件的影响,所以叶色是反映植物的营养情况和健康状况的一个很灵敏的指标,成为肥水管理和调控作物生长发育的依据之一。

第三节　光合作用过程概述

光合作用反应式：

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow[\text{绿色植物}]{\text{光}} (CH_2O) + O_2$$

只能表示光合作用的最初原料、主要条件和最终产物，表面上看，光合作用似乎是一个简单的氧化还原过程，但实质上，光合作用是一个非常复杂的物质转化和能量转换过程。

通过光合作用，CO_2 被还原为糖，即转变成有机物质，并在有机物质中积蓄能量。现代科学研究证明，通过光合作用积蓄能量，生成有机物质，要经过下列三大步骤（如表 4-1）。

表 4-1　光合作用中各种能量转变情况

能量转变	光能	电能	活跃的化学能	稳定的化学能
贮能物质	光子	电子	质子，ATP，NADPH	糖类等
转变过程	原初反应	电子传递、光合磷酸化	碳同化	
反应部位	基粒类囊体膜	基粒类囊体膜	基质	
是否需光	需光	不都需光，但受光促进	不需光，但受光促进	
	光反应	光反应	暗反应	

1　光能的吸收、传递和转换。

2　电子传递与光合磷酸化。

3　碳同化。

1，2 两个步骤，必须在光下才能进行，所以称为光反应，在叶绿体的片层——基粒类囊体中进行；3 与光无关，可以在暗处进行，所以称为暗反应。

一、光反应过程

（一）原初反应

原初反应是光合作用中最初的反应，是指叶绿体色素分子对光能的吸收、传递与转换过程，是光合作用的第一步，与温度有关。

根据功能来区分，叶绿体色素可分为两类：①　反应中心色素，少数特殊状态的叶绿素 a 分子属于此类，它具有光化学活性，既能捕获光能，又能将光能转换为电能（称为“陷阱”）；②　聚光色素，又称天线色素，它没有光化学活性，只能吸收光能，并把吸收的光能传递到反应中心色素，

绝大部分叶绿素 a 和全部的叶绿素 b、胡萝卜素和叶黄素等都属于此类。

聚光色素存在于类囊体膜的色素蛋白复合体上，反应中心色素存在于反应中心。但两者是协同作用的，若干个聚光色素分子所吸收的光能聚集于 1 个反应中心色素分子而引起光化学反应。一般来说，约 250～300 个聚光色素分子所聚集的光能传给一个反应中心色素分子。每吸收与传递 1 个光子到反应中心完成光化学反应所需起协同作用的色素分子数，称为光合单位（如图 4-5）。实际上，光合单位包括了聚光色素系统和光合反应中心两部分。因此，也可以把光合单位定义为结合于类囊体膜上能完成光化学反应的最小结构的功能单位。

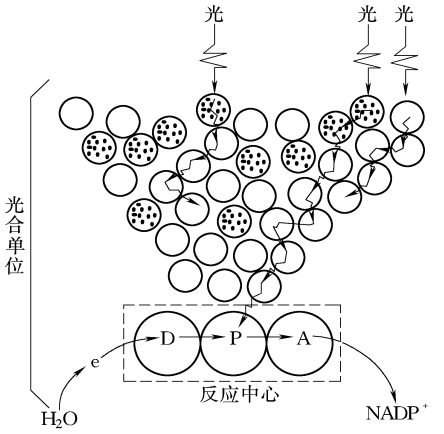


图 4-5　光合单位图解

D. 次级电子供体　P. 中心色素分子　A. 原初电子受体

当光照射到绿色植物时，聚光色素分子就吸收光子而被激发，光子在色素分子之间进行传递，到反应中心色素分子。这样，聚光色素就像凸透镜把光束集中到焦点一样，把大量的光能吸收、聚集，最后传递到反应中心色素分子。聚光色素分子将光能吸收和传递到反应中心色素后，使反应中心色素分子（P，在这里中心色素分子也是原初电子供体）激发而成为激发态（P^*）。反应中心色素分子处于激发态时，具有很高的能量，极不稳定，迅速射出一个高能电子，这个高能电子将被电子受体（A）接受，从而引起电荷分离，使光能转变为电能。而这时反应中心色素分子因射出电子而造成电子亏缺，以电子供体（D）提供的电子来补充，使反应中心色素分子恢复到原来的状态，这样不断地氧化还原，不断地把电子传递给受体，这就是光能转换成电能的过程，也可称为光化学反应。

$$D\cdot P\cdot A \xrightarrow{h\nu} D\cdot P^*\cdot A \qquad D\cdot P^+\cdot A^- \qquad D^+\cdot P\cdot A^-$$

（二）电子传递与光合磷酸化

激发了的反应中心色素分子把电子传给电子受体（A），本身又从电子供体（D）得到电子来补充。但电子供体（D）的电子又从何处来的呢？而且电子传给电子受体（A）之后又是经过怎样的传递过程？发生什么样的变化？最后的电子受体又是什么？

在光反应中有两套光能传递系统，分别称为光系统Ⅰ（PSⅠ）和光系统Ⅱ（PSⅡ），它们由各自的辅助色素和反应中心色素等组成，是定位在类囊体膜上的色素蛋白复合体。其中 PSⅠ的反应中心色素吸收波长为 700 nm 的光线，称为 P700；PSⅡ反应中心色素吸收波长为 680 nm 的光线，称为 P680。在叶绿体中两个光系统发生光化学反应时，是通过一系列的电子传递体将它们串联在一起，这条定位在光合膜上，由多个电子传递体组成的电子传递轨道称为光合电子传递链，即光合链，它的形成像一个横写的英文字母“Z”，因此也称 Z 链。光合链的示意如图 4-6 所示。

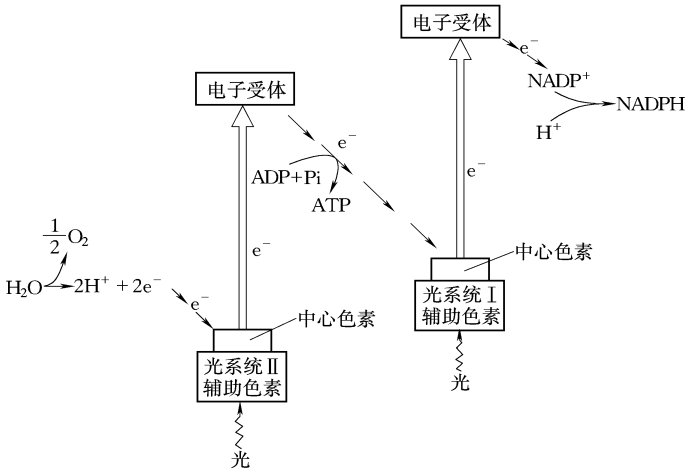


图 4–6　光合作用中光反应的“Z”形光合电子传递链与光合磷酸化示意图

当光系统 II 的色素吸收光能后，能量传递到色素分子 P680，使 P680 获得光能引起激发。激发态的 P680，释放一个高能的电子，并将电子像接力赛跑中的接力棒一样，依次经过其他电子传递体，再供给光系统 I。当光系统 I 的色素系统吸收光能后，能量传递则集中到色素分子 P700。同样，P700 吸收光能后变成激发态，也发射一个高能电子，经过中间电子传递体，传给 $NADP^+$。

但光系统 II 的反应中心色素分子失去电子后，由哪里来补充电子呢？已经证明，它是在光照条件下从水分子中夺取电子来补充的。这样，水分子由于给出电子便氧化分解并放出 H^+（质子）和 O_2，这个过程称为水的光解。水的光解可以用下式表示：

$$H_2O \xrightarrow[\text{叶绿体}]{\text{光}} 2H^+ + 2e^- + \frac{1}{2}O_2$$

这里放出的氧就是光合作用所释放的 O_2 的来源，它是光合作用的副产物，因为光合作用需要的是水分子中的电子和 H^+，余下的 O_2 便放到空气中去。

在光的不断照射下，叶绿素分子便不断被激发，并不断从水中获得电子而使水光解，电子也不断通过光系统 II 传到光系统 I，最后传给 $NADP^+$。而 $NADP^+$ 接受电子后，它又能吸收由水光解释放出来的质子（H^+），还原成为 NADPH，即还原态辅酶 II。

$$\underset{\text{氧化态辅酶 II}}{NADP^+ + 2e^- + 2H^+} \qquad \underset{\text{还原态辅酶 II}}{NADPH + H^+}$$

这样，叶绿素便好像一个电子泵，它以光能为动力，源源不断地把电子从水分子泵到叶绿素分子，最后再泵到 $NADP^+$ 分子上去，即叶绿体照光时，内部有电子流产生，这就使光子流变成了电子流。在电子传递过程中，它能逐步放出能量，其中一部分能量随着电子交给 $NADP^+$ 时就贮存到 NADPH 中去，这时，光能便转变成为活跃的化学能贮存在 NADPH 中。

在电子传递过程中放出的能量，有一部分推动腺苷二磷酸（ADP）磷酸化为腺苷三磷酸

(ATP),并把能量转移到腺苷三磷酸中去。这种利用光所激发的高能电子释放出的能量,来推动腺苷二磷酸磷酸化为腺苷三磷酸的过程,称为光合磷酸化作用。光合磷酸化与电子传递的关系参见图 4–6。光合磷酸化作用可用下式表示:

$$\underset{\text{腺苷二磷酸(腺二磷)}}{ADP} + \underset{\text{磷酸}}{Pi} \xrightarrow[\text{叶绿素}]{\text{光}} \underset{\text{腺苷三磷酸(腺三磷)}}{ATP}$$

综上所述,光合作用的光反应过程就是叶绿体所吸收的光能,经过一系列电子传递和光合磷酸化作用,转换为活跃化学能,贮存在 ATP 和 NADPH 中。由于这两种物质含有很高的能量,属高能化合物,NADPH 还具有很强的还原能力,是暗反应中 CO_2 还原时能量和氢的来源,故把这两种物质合称为同化力。

二、光合碳同化(暗反应)

光合碳同化又称为 CO_2 同化,是利用光反应阶段产生的同化力,在一系列酶的参与下,固定

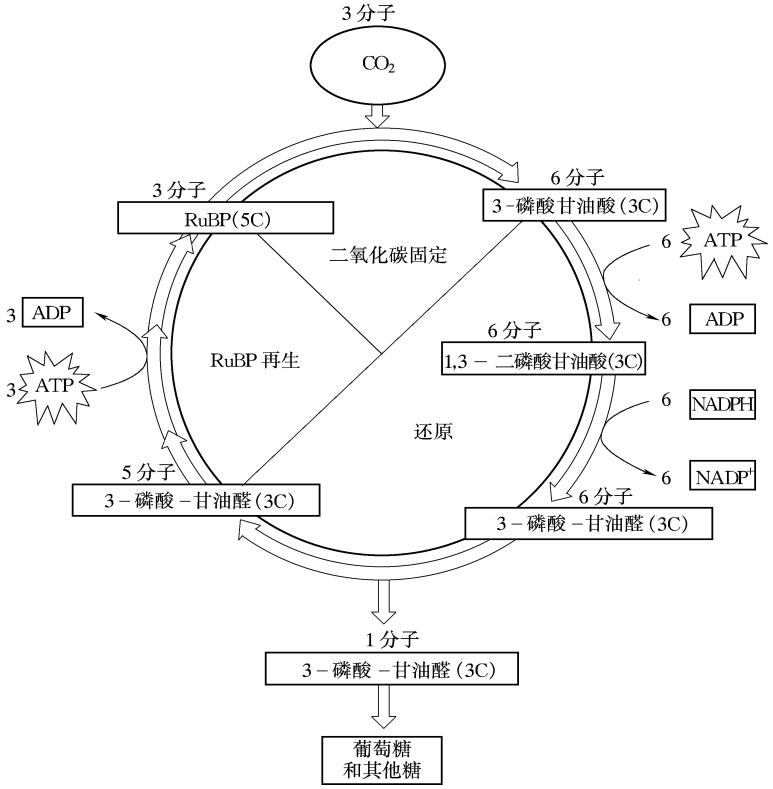


图 4–7　C_3 途径(卡尔文循环)

CO_2 并把 CO_2 还原成有机物质，使活跃的化学能转变为贮存在有机物质中的稳定的化学能的过程。根据碳同化过程中最初产物所含碳原子的数目以及碳代谢的特点，将碳同化途径分为三类：C_3 途径、C_4 途径和 CAM（景天酸代谢）途径。

（一）C_3 途径（光合碳循环）

C_3 途径是所有绿色植物同化 CO_2 转变为糖的主要途径，是由科学家卡尔文提出的，因此又称为卡尔文循环。其主要过程如下（如图 4-7）：CO_2 进入叶绿体以后，首先固定在一种五碳糖——核酮糖二磷酸（RuBP）上，在核酮糖二磷酸羧化酶（RuBP 羧化酶）的催化下形成两分子的三碳化合物——磷酸甘油酸（PGA）。磷酸甘油酸在光反应中所形成的同化力（ATP 和 NADPH）的作用下，还原为磷酸甘油醛，它可转变成另一种磷酸丙糖——二羟丙酮磷酸，两者可以相互转变，然后一个磷酸甘油醛和一个二羟丙酮磷酸缩合成一个果糖二磷酸，进而转变为具有不同碳原子数目的己糖磷酸、核酮糖磷酸等各种糖类，己糖磷酸再进一步转变生成葡萄糖、蔗糖和淀粉等光合产物，这样，通过以上过程，CO_2 就可被固定并还原成糖。但为了使这个过程能够连续不断地进行，在形成光合产物的同时，一部分己糖磷酸又可经过一系列的变化，产生许多中间产物，最后重新形成核酮糖二磷酸（即 RuBP 再生），它又可以用于固定 CO_2，从而使这个过程成为一个循环。由于光合作用固定 CO_2 以后的第一个产物——磷酸甘油酸是一个三碳化合物，所以这条途径称为 C_3 途径。通过 C_3 途径进行 CO_2 同化的植物称为 C_3 植物。小麦、水稻、烟草、棉花和大豆等大部分农作物和几乎所有蔬菜、木本植物都是 C_3 植物。

（二）C_4 途径（C_4 二羧酸途径）

某些植物中，CO_2 被固定后形成的最初产物为草酰乙酸等含有四个碳原子的化合物，因此将这种固定 CO_2 的途径称为 C_4 途径。具有这种固定 CO_2 途径的植物，称为 C_4 植物，主要是起源于热带的植物如玉米、甘蔗、高粱、千日红、半支莲、狗牙根、马唐和蟋蟀草等。

C_4 途径固定 CO_2 是在叶肉细胞中进行的（如图 4-8）。CO_2 在叶肉细胞中变为 HCO_3^-，在磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶（PEPC）催化下，PEP 固定 HCO_3^- 形成草酰乙酸，草酰乙酸再在酶和 NADPH 的作用下，转化为苹果酸或天冬氨酸，苹果酸或天冬氨酸由叶肉细胞转移到维管束鞘细

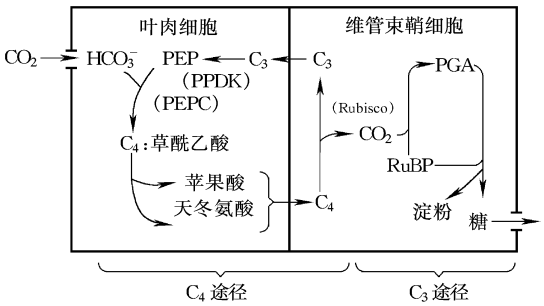


图 4-8　C_4 植物光合碳代谢的基本反应

PEPC　羧化酶　PPDK　丙酮酸磷酸双激酶

胞，然后分解为 CO_2 和丙酮酸。CO_2 进入 C_3 途径进一步反应，最终形成糖类，产生光合产物，丙酮酸则由维管束鞘细胞逆向运回到叶肉细胞，在酶和 ATP 的作用下重新形成 CO_2 受体——PEP。因此，C_4 途径是在进入 C_3 途径之前的一个固定 CO_2 的循环。在这个途径中，固定 CO_2 的酶 PEPC 具有较强的催化能力，使 C_4 途径起到浓缩 CO_2 的作用，所以有 CO_2 泵之称，它为维管束鞘中进行的 C_3 途径提供较高浓度的 CO_2，从而使 C_4 植物同化 CO_2 的能力比 C_3 植物强，光合效率也比较高。由于 C_4 植物起源于热带，它的高光合效率是与高温、高光照强度的生态环境相适应的，如果在光照较弱、气候温和的条件下，其光合效率不一定高于 C_3 植物。

㈢ CAM 途径

有些植物如景天、落地生根和仙人掌等，它们有一种类似 C_4 植物的同化 CO_2 的途径。这些植物晚上气孔开放，吸进 CO_2 并将其贮存于苹果酸内，白天气孔关闭，将前一晚上形成的苹果酸氧化，放出 CO_2，供光合作用使用。这种代谢现象最早是在景天科植物中观察到的，所以人们把这种特殊的碳固定代谢途径称为景天酸代谢途径，简称 CAM 途径（如图 4–9），具有 CAM 途径的植物称为 CAM 植物。CAM 植物起源于热带，多具有肉质茎、叶，叶片表面有较厚的角质层，叶肉细胞有很大的液泡，具有庞大的贮水组织，从形态结构上对高温、干旱等特殊生态环境有很强的适应性，往往分布于干旱沙漠环境中。目前已知在近 30 个科、1 万多个种的植物中有 CAM 途径，主要分布在景天科、仙人掌科、兰科、凤梨科、大戟科、番杏科、百合科和石蒜科等植物中，其中凤梨科植物达 1000 种以上，兰科植物达数千种，此外还有一些裸子植物和蕨类植物。

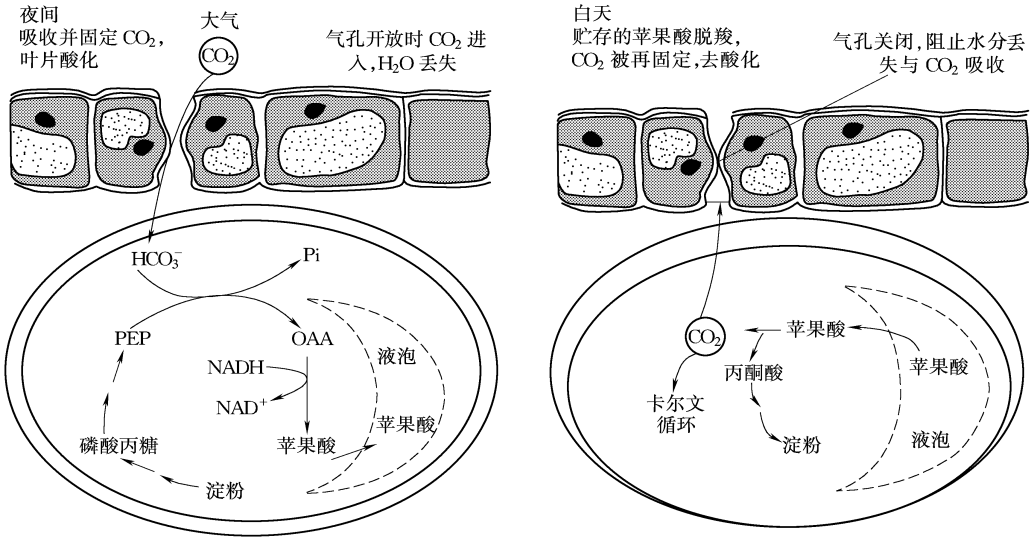


图 4–9　CAM 途径

夜间吸收并固定 CO_2，白天脱羧，CO_2 被再固定

（引自 Taiz，1991）

不同植物同化 CO_2 虽有不同途径，但是 C_3 途径仍然是植物同化 CO_2 的基本途径。C_4 途径和 CAM 途径只不过起 CO_2 的固定和转运作用，因此，CAM 植物与 C_4 植物固定与还原 CO_2 的途径基本相同，两者的差别在于：C_4 植物是在同一时间（白天）和不同的空间（叶肉细胞和维管束鞘细胞）完成 CO_2 固定（C_4 途径）和还原（C_3 途径）两个过程，而 CAM 植物则是在不同时间（黑夜和白天）和同一空间（叶肉细胞）完成上述两个过程。

总之，光合作用的光反应和暗反应是连续进行的。光反应为暗反应提供同化力，暗反应则用光反应提供的同化力，使 CO_2 固定并还原成为糖类物质，在合成糖类物质的同时，把 ATP 和 NADPH 中贮存的活跃化学能转移到糖类物质中。至此，叶绿素所吸收的太阳光能就转换为贮存在糖类物质中的稳定的化学能，完成了光合作用制造有机物质并积累能量的过程，为植物的生命活动提供了有机养料和能量来源。

三、光呼吸

植物的绿色细胞在光照条件下，吸收 O_2 并释放 CO_2 的过程称为光呼吸，这种呼吸只在光下发生，且与光合作用密切相关。一般活细胞的呼吸在光照或黑暗中都可进行，对光照没有特殊要求，称为暗呼吸。

光呼吸是一个氧化过程（如图 4–10），被氧化的底物是乙醇酸。乙醇酸是由光合碳循环的中间产物通过核酮糖二磷酸羧化加氧酶催化转化而来的，此酶具有双重催化功能，既可催化 RuBP 羧化反应，又可催化 RuBP 加氧反应，其反应方向由 CO_2 和 O_2 浓度决定，整个光呼吸代谢过程通过叶绿体、过氧化物酶体及线粒体三种细胞器完成。可见，光呼吸是一个消耗光合中间产物的过程，将光合固定的 CO_2 部分地释放掉，使有机物质的积累减少；从能量利用上看，光呼吸是一种能量消耗过程。因此，表面上光呼吸显然是一种浪费，光呼吸强的植物，其光合效率往往较低，但是在消除乙醇酸毒害、维持低 CO_2 浓度条件下 C_3 途径的运转和防止强光对光合机构的破坏

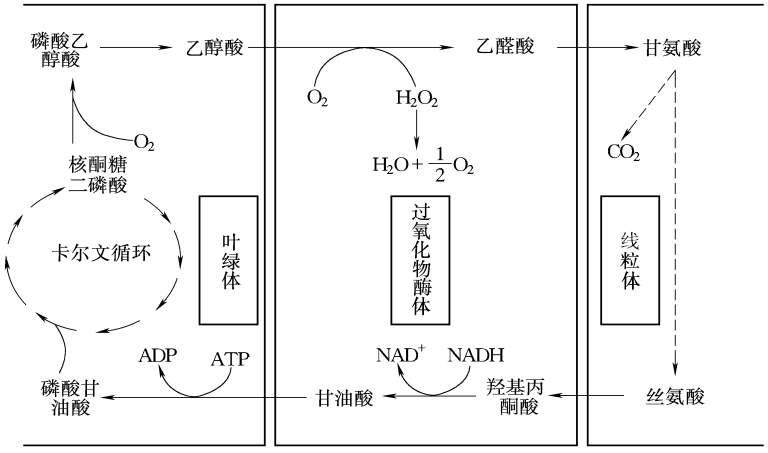


图 4–10　乙醇酸循环简图

等方面,光呼吸有重要的生理意义。在不影响植物正常生长发育的条件下,控制光呼吸发生,增加光合产物积累,对增加产量和改善品质有一定实践意义。

四、C_3,C_4 与 CAM 植物的光合特征

根据光合碳同化途径可将植物分为 C_3,C_4 和 CAM 植物,它们的光合与生理生态特征有很大的差异(如表 4-2)。

表 4-2 C_3,C_4 和 CAM 植物的光合与生理生态特征比较

特 征	C_3 植物	C_4 植物	CAM 植物
1. 代表植物	典型温带植物	典型热带或亚热带植物	典型旱地植物
2. 叶片结构	维管束鞘细胞不发达,内无叶绿体,仅叶肉细胞中一类叶绿体	维管束鞘细胞发达,内有叶绿体,具有两种不同类型的叶绿体	维管束鞘细胞不发达,叶肉细胞中有大液泡
3. 气孔张开(正常天气)	白天	白天	晚上
4. 叶绿素 a∶b	约 3∶1	约 4∶1	小于 3∶1
5. 碳同化途径	只有 C_3 途径	在不同细胞中存在 C_4 途径和 C_3 途径	在不同时间的两条途径
6. 最初 CO_2 受体	RuBP	细胞质中:PEP; 维管束鞘细胞中:RuBP	暗中:PEP; 光下:RuBP
7. 光合最初产物	C_3 酸	C_4 酸	暗中:C_4 酸; 光下:C_3 酸
8. 光呼吸	高,易测出	低,不易测出	同 C_4 植物
9. 光合最适温度	低,15~25℃	高,30~47℃	同 C_4 植物
10. 光饱和点	低,饱和日照强度的 1/4~1/2	高,强光下不易达到光饱和状态	同 C_4 植物
11. CO_2 补偿点/($\mu L \cdot L^{-1}$)	高,30~70	低,5~10	暗中:0~5; 光下:0~200
12. 光合速率/($mol\ CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	15~25	25~50	1~3
13. 光合净同化率/($g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$)	20	30~40	变化较大
14. 光合产物运输速率	相对慢	相对快	不一定
15. 蒸腾系数/(g 水分·g^{-1} 干重)	大,450~950	小,250~350	暗中:80~100; 光下:150~600
16. 水分利用率	低	高	高
17. 耐旱性	弱	强	极强

(一) C_3 和 C_4 植物的解剖结构特点

C_4 植物叶片中叶肉细胞内叶绿体较小，基粒片层发达，所含酶对 CO_2 亲和力强，维管束鞘发达，细胞内具有较大的叶绿体，基粒片层不发达，但含有 C_3 途径的酶系统。C_4 植物的维管束鞘细胞和叶肉细胞有胞间连丝相联，能进行频繁的物质交换。而 C_3 植物叶片解剖结构则不具有上述特性，维管束鞘细胞中不含叶绿体，叶肉细胞排列松散，两者之间的胞间连丝较少（如图 4-11）。

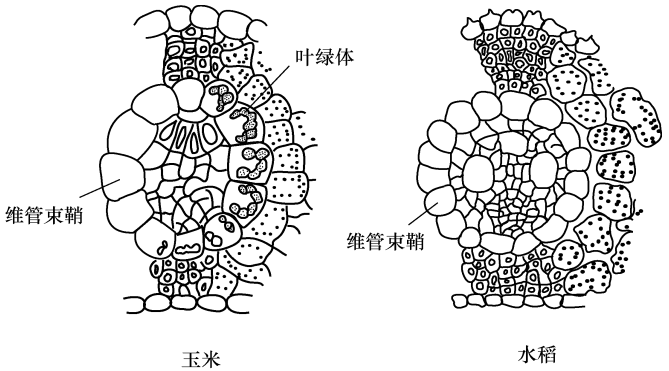


图 4-11　C_4 植物（玉米）和 C_3 植物（水稻）叶片解剖结构的差异

(二) 光合特性

C_4 植物具有 C_4 途径，它可以利用先固定的 CO_2，然后将 CO_2 运送到维管束鞘细胞，使 CO_2 浓度增加，促进 C_3 循环运转。此外，由光呼吸释放的 CO_2，在叶肉细胞会重新被固定，因此，C_4 植物光呼吸低。而 C_3 植物仅具有 C_3 途径，所以光呼吸高。另一方面，C_4 植物还具有 CO_2 补偿点低，对 CO_2 的利用率高等特点，所以，C_4 植物的净光合速率高于 C_3 植物。

五、光合作用的产物

光合作用的直接产物主要是糖类，包括单糖（葡萄糖和果糖）、双糖（蔗糖）和多糖（淀粉），其中以蔗糖和淀粉最为普遍。此外还有蛋白质、脂肪和有机酸，这些物质占光合作用直接产物的比例较小，大多数蛋白质、脂肪和有机酸是通过糖类代谢的中间产物再度合成的。

光合作用除形成上述直接产物以外，还由这些物质再度合成其他各种各样的有机物质，如核酸、生长素、维生素、木质素、植物碱和花色素等。光合作用各种产物在数量上的比例，与植物的种类、植株和叶片的年龄、光照的质和量以及氮素营养状况都有密切关系。例如，幼嫩的叶片产生的蛋白质较多，长成后的叶片往往只形成糖类；光照增强，产生糖类多，光照减弱，则形成的蛋白质多；在红光下，植物合成糖类较多，在蓝光下，则合成蛋白质较多；氮素营养增加，产生的蛋白质较多，氮素营养降低，形成糖类多。因此，在氮多、光弱的情况下，叶中形成较多的蛋白质，这样

往往造成植株徒长而柔软，容易倒伏。掌握上述问题，对调节光合产物的成分和数量，提高作物产量和品质，具有重要的指导意义。

第四节　影响光合作用的因素

植物的光合作用和其他生命活动一样，也经常受到外界条件和内部因素的影响而不断地发生变化。

一、光合作用的主要生理指标

根据光合作用的总反应式：

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow[\text{绿色植物}]{\text{光}} (CH_2O) + O_2$$

CO_2 吸收、O_2 释放和干物质的增加均可反映植物的光合速率。

测定光合作用的指标，通常有光合速率和光合生产率。

（一）光合速率

光合速率又称光合强度，是指植物在单位时间内，单位叶面积所吸收的 CO_2 或释放的 O_2 的量，也可用单位时间内，单位叶面积所积累的干物质量表示。常用单位有：$\mu mol\ CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 和 $\mu mol\ O_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$，也可用 $mg\ DW \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$。$CO_2$ 吸收量用红外线 CO_2 气体分析仪测定，O_2 释放量用氧电极测氧装置测定，干物质积累量可用改良半叶法测定。

植物进行光合作用的同时，也在进行呼吸，消耗有机物质并释放 CO_2，因此，实际测得的光合速率是光合作用与呼吸作用之差，称为表观光合速率或净光合速率。如果测定光合速率的同时也测定呼吸速率并加以校正，将净光合速率与呼吸速率相加，即得实际光合速率或称真正光合速率。

$$\text{实际光合速率} = \text{净光合速率} + \text{呼吸速率}$$

通常所称的光合速率，大多指净光合速率。

（二）光合生产率

光合生产率又称净同化率，是指在较长时间（一昼夜或一周）内单位叶面积的净光合速率，多用积累干重 $mg \cdot dm^{-2} \cdot d^{-1}$ 表示。光合生产率是测定田间群体或整株植物的光合效率时常用的指标。一般植物的光合生产率为 4～6 $g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$，高的可达 15～16 $g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$。

（三）光合势

光合势是指在单位土地面积上，作物全生育期或某一生育期内进行干物质生产的叶面积数

量，常用 $m^2 \cdot d^{-1} \cdot hm^{-2}$ 表示。光合势与产量关系十分密切。

二、影响光合作用的内部条件

在自然条件下，光合作用是植物整个生命活动的重要生理过程，受多种内、外因子的影响。

(一) 种、品种和砧木

在同样条件下，不同植物光合速率不同，这是由其固有的遗传特性决定的。一般情况下，树木的光合速率低于农作物，针叶树低于阔叶树，常绿树低于落叶树，C_3 植物低于 C_4 植物。如苹果的净光合速率为 10～35 mg $CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$ (单位下同)，西洋梨为 10～23，槐为 9～19，柿为 15，而柑橘类仅为 7～12。另据研究统计，在温带落叶果树中，酸樱桃、油桃和甜樱桃的光合速率最高，苹果、越橘、扁桃和草莓居中，杏子最低。

同一物种不同品种间光合速率也有所不同。如苹果短枝型品种的光合速率比普通型高 10%～20%，这可能与其叶面较厚，叶绿素含量较高有关。

采用不同的砧木对嫁接繁殖的植物而言也会影响光合速率。矮化砧木可通过控制树体大小改善树冠的光照状况，提高整株的光合生产量，但对接穗品种单叶光合速率影响较小。

(二) 叶片

叶片的光合能力与叶龄、叶质和叶位等有密切关系。一般情况下，从叶片发生到衰老，其光合速率呈单峰曲线变化 (如图 4－12)。新形成的嫩叶由于组织发育不健全，叶绿体片层结构不发达，光合色素含量少，光合酶含量少，活性弱和呼吸旺盛等原因，净光合速率很低，甚至为负值，需要从其他功能叶片输入同化产物。随着叶片的成长，光合速率不断提高，当叶片完全展开至叶面积最大和叶厚度最大时，即达到成熟阶段，光合速率达最大值。通常将叶片充分展开后的光合速率维持较高水平的时期，称为叶片功能期，处于功能期的叶片称为功能叶。功能期过后，叶片衰老，光合速率下降。

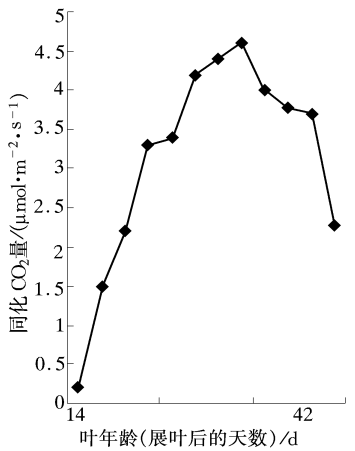


图 4－12　葡萄叶龄对光合作用的影响

常绿植物叶子寿命较长，针叶树有 3～5 年，其光合能力也有较大的差异。一般是当年生新成熟的针叶光合速率最高，随后逐年下降。依据光合速率随叶龄增长出现“低—高—低”的规律，可推测不同部位叶片在不同生育期的相对光合速率的大小。

叶片品质是决定叶片光合能力的重要因素，包括叶片的厚度、栅栏组织与海绵组织的比例、叶绿体和类囊体的数目等解剖结构以及比叶重 (SLW) 等。叶的结构一方面受遗传因素控制，另一方面还受环境影响。比叶重是描述叶片品质的常用指标，它是指单位面积叶片的质量。比叶重与光合速率呈直线关系，比叶重与叶片结构也密切相关。如苹果叶片的比叶重与叶厚、栅栏组织厚度呈线性相关。因此，光照条件较好的阳生叶、树冠外

围叶比光照条件相对较弱的阴生叶、内膛叶光合强度大。

同一叶片，不同部位上测得的光合速率往往不一致。例如，禾本科作物叶尖的光合速率比叶的中、下部低，这是因为叶尖部较薄，且易早衰。

㈢ 光合产物的输出

光合作用也受同化器官与消耗、贮藏器官的协调关系的影响，即受光合产物供需关系调节，需求量大时，促进叶片光合速率，而去掉花、果等消耗、贮藏器官，叶片光合产物的输出受阻，由于光合产物的积累对光合速率的反馈抑制，叶片光合速率下降；反之，去掉部分叶片，剩余叶片光合产物输出增多，积累减少，会刺激保留叶片的光合作用。花、果实对养分的竞争加速叶片光合产物输出，促进其附近叶片的光合速率提高，叶片距花、果越近，其光合速率受促进的程度就越大。

三、环境因子对光合作用的影响

在农业生产中，当选用一定品种后，光合速率主要受光强、CO_2、温度、水分和矿质营养等环境因子的影响。

㈠ 光照

光是光合作用能量的来源，是叶绿素形成的条件。光照还影响着 CO_2 进入叶片的通道——气孔的开闭。此外，光照还能引起大气温度和湿度的变化。因此，光照条件与光合作用关系密切，光照强度的大小直接制约着光合作用的强度。

在暗中叶片不能进行光合作用，只有呼吸作用释放 CO_2。随着光强的增加，光合速率相应提高，当达到某一光强时，叶片的光合速率与呼吸速率相等，净光合速率为零，这时的光强称为光补

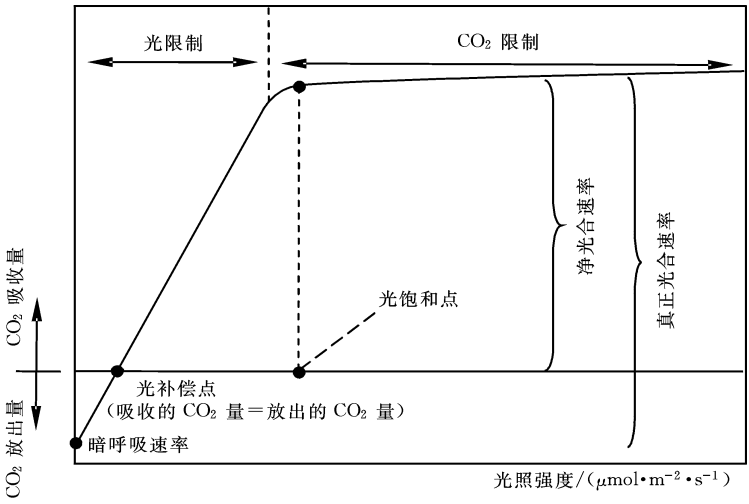


图 4－13　光强－光合速率曲线图解

（引自 Taiz 和 Zeiger，1998）

偿点。在一定范围内,光合速率随着光强的增加而呈直线增加,但超过一定光强后,光合速率增加转慢;当达到某一光强时,光合速率就不再随光强增加而增加,这种现象称为光饱和现象。光合速率开始达到最大值时的光强称为光饱和点(如图4-13)。

在达到光饱和点以后,如果再继续增加光照强度,过剩的光能将会导致植物的光合速率下降,这种现象称为光合作用的光抑制。大多数植物叶片的光饱和点一般为全日照的1/3～1/2(如表4-3),这是由于叶片来不及吸收和利用高强度的光,更主要的是强光引起光合色素和重要酶类钝化,同时强光往往导致高温,易造成水分亏缺,气孔关闭和CO_2供应不足等变化。如果此时增加CO_2浓度,则有利于提高光饱和点。

表4-3　部分植物的光补偿点和光饱和点

种　　类	品　　种	光补偿点/klx	光饱和点/klx
苹果	富士	1.5	48
	红星	1.5	42～48
	新红星	1.0	48
	金冠	1.0	42～48
	金矮生	0.8	47～48
梨	二十一世纪	2.0	35
	油梨		10～25
桃	肥城桃	1.296	40
	大久保	2.6	40
	上海水蜜	2.6	40
葡萄	室内栽培	0.5	32
	田间栽培	1.2	54
无花果	井	1.0	40
柿子	富有	1.3	40
板栗	筑波	3.0	40
草莓		0.7	25～44

在光补偿点时,植物不仅不能积累干物质,而且夜间还要消耗干物质,植物不能正常生长,时间长了还会由于饥饿而死亡。因此,植物所需的最低光照强度,必须高于光补偿点。

光饱和点和光补偿点是植物光合特性的两个重要指标,代表着植物或叶片对光的利用能力,可用来衡量植物的需光量。一般情况下,在自然CO_2浓度和最适温度下,光饱和点和光补偿点都较高的植物属于阳生植物,阳生植物的光饱和点约为20～50 klx,接近全日照一半,光补偿点约为0.5～1 klx,约为全日照的3%～5%。这类植物多生长在空旷地方,在光照较强的条件下才能生长良好,一般原产于热带与温带的平原、高原、南坡以及高山阳面岩石上等夏季干旱或荒漠地区,如落叶松、山杨、刺槐、桑树和月季,大多数露地一、二年生花卉及唐菖蒲等宿根花卉,仙人掌科、景天科和番杏科等多浆植物。

光饱和点和光补偿点都很低的植物属于阴生植物，这类植物所需的光照强度很低，只要求全日照的 1/10 即能进行正常的光合作用，如果光照过强光合作用反而减弱，如云杉、酢浆草。原产于热带、亚热带雨林地区或温带半湿润地区及阴坡的植物，如蕨类、兰科、苦苣苔科、凤梨科、天南星科和海棠科及许多观叶植物，大多数比较耐阴。

在这两类植物中间，还有一类中间类型的植物，如水青冈、椴、槭、冷杉、萱草、桔梗、白芨、天门冬、红枫、含笑和苏铁等，这些植物对光照要求不严格，一般喜欢阳光充足，但在蔽荫下也能正常进行光合作用。

对果树而言，绝大部分是喜光的，例如在落叶果树中，杏、扁桃、枣、阿月浑子、沙棘和无花果喜光性强，苹果、梨、沙果、李、樱桃、柿和板栗较喜光，山核桃、山楂和猕猴桃较耐阴。

光饱和点和光补偿点除与种类、品种遗传性有关外，又因叶片位置、叶龄、大气成分和温度等而变化。大多数植物单叶或幼苗的光饱和点在全日照 (10～14 klx) 的 1/3～1/2，但大树或灌木及密植群的光饱和点要比单个叶片的光饱和点高得多，要在全日照下才达光饱和，这与灌木内的不同层次和角落的叶片的曝光情况不同有关，而且阳叶与阴叶也有固有的差异。

因此，光饱和点和光补偿点的确定，对于栽培植物有重要作用，特别是光补偿点可作为适地适栽、园林植物配置、果林栽植密度确定和修剪时树体结构调整的根据。在温室中栽培的植物，通过维持一个最适的温度条件，光补偿点的位置可以适当降低，这对于有效地利用较弱的光照维持正常光合作用具有重要意义。

(二) CO_2 浓度

CO_2 是植物光合作用的原料，其含量直接影响到光合作用的进行。当光合吸收的 CO_2 量和呼吸作用放出的 CO_2 量相等时，环境中的 CO_2 含量就称为 CO_2 补偿点 (如图 4—14)，当空气中的 CO_2 含量低于 CO_2 补偿点时，植物没有光合产物的积累。各种植物的 CO_2 补偿点不尽相同，玉米、高粱和甘蔗等 C_4 植物为 0～10 $\mu L \cdot L^{-1}$，称为低补偿点植物；小麦、大豆等 C_3 植物为 30～

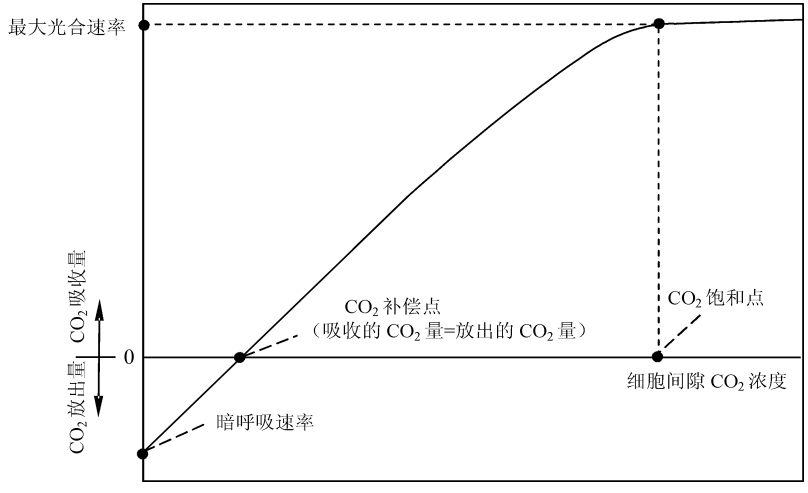


图 4—14　叶片光合速率对细胞间隙 CO_2 体积浓度响应示意图

70 μL·L^{-1}，称为高补偿点植物。扁桃、李、桃、樱桃和杏的 CO_2 补偿点都为 55～65 μL·L^{-1}，苹果的 CO_2 补偿点为 20 μL·L^{-1}。CO_2 补偿点越低的植物利用 CO_2 的能力越强。

当空气中 CO_2 含量高于 CO_2 补偿点时，光合速率随 CO_2 含量增加而直线上升，但到达一定浓度后，光合速率就不再增加，这时环境中的 CO_2 含量称为 CO_2 饱和点。各种植物的 CO_2 饱和点在 5～10 klx 的条件下，大多处于 800～1800 μL·L^{-1} 范围内。CO_2 含量超过饱和点后，将引起原生质体中毒或气孔关闭，抑制光合作用。

植物光合作用的最适 CO_2 体积浓度约为 1000 μL·L^{-1}（即 0.1%），远远超过大气中的正常含量 0.03%，所以，在光照充足时，植物经常处于“饥饿”状态，即 CO_2 浓度经常成为光合作用的限制因子，尤其是中午前后，光合强度较高时，株间 CO_2 浓度更低，所以要满足作物对 CO_2 的需要，空气必须流动。在温室栽培中，加强通风，增施 CO_2 可防止植物出现 CO_2“饥饿”；在大田生产中，增施有机肥，经土壤微生物分解释放 CO_2，能有效地提高作物的光合效率。

目前，由于人类的活动，地球上空气中的 CO_2 浓度持续上升，这虽然可能减轻由于 CO_2 缺乏对植物光合作用的限制，但也导致了温室效应，温度升高会给地球的生态环境及人类活动带来一系列严重的问题。

植物对 CO_2 的利用也与其他环境因素有关，在温度升高，光照较弱和水分亏缺等条件下，CO_2 补偿点上升，光合作用下降。在弱光下，植物只能利用较低浓度的 CO_2，光合速率缓慢，随着光照加强，植物就能吸收较高浓度的 CO_2，光合速率加快（如图 4-15）。

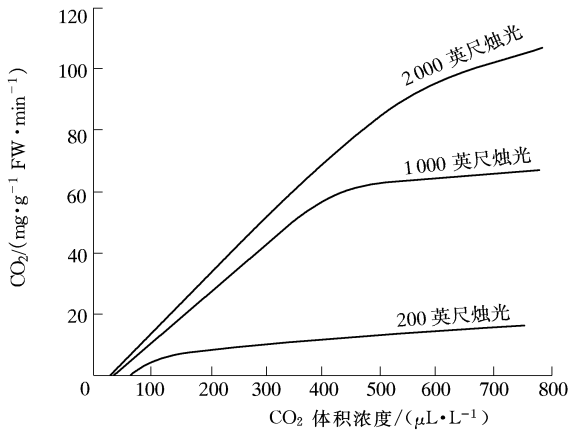


图 4-15　不同光强下，CO_2 浓度对光合速率的影响

1 英尺烛光相当于 10.76 lx

(三) 温度

光合碳代谢过程是一系列酶促反应，温度直接影响酶的活性，同时也影响到光合产物的转化、合成和输出，因此，温度对光合作用有很大影响，植物的光合作用有其最低温度、最适温度和最高温度，即光合作用的温度三基点。不同植物类型和物种的温度三基点有明显不同（如表 4-4），

表 4-4　在自然 CO_2 浓度和光饱和条件下,不同植物光合作用的温度三基点

植物类型		最低温度/℃	最适温度/℃	最高温度/℃
草本植物	热带 C_4 植物	5～7	35～45	50～60
	C_3 植物	-2～0	20～30	40～50
	阳生植物(温带)	-2～0	20～30	40～50
	阴生植物	-2～0	10～20	约为 40
	CAM 植物(夜间固定 CO_2)	-2～0	5～15	25～30
	春季开花植物和高山植物	-7～-2	10～20	30～40
木本植物	热带和亚热带常绿阔叶乔木	0～5	25～30	45～55
	干旱地区硬叶乔木和灌木	-5～-1	15～35	42～55
	温带冬季落叶乔木	-3～-1	15～25	40～45
	常绿针叶乔木	-5～-3	10～25	35～42

(引自 Larcher,1980)

大多数温带 C_3 植物一般在 10～35℃范围内可正常进行光合作用,能进行光合作用的最低温度约为 0～2℃,而热带植物在低于 5～7℃时,即不能进行光合作用,在 35℃以上时光合作用就开始下降,40～50℃时即完全停止光合作用的进行。光合作用在高温时下降的原因,一方面是高温破坏叶绿体和细胞质的结构,并使叶绿体的酶钝化;另一方面是在高温时,呼吸速率大于光合速率,因此,虽然真正光合作用增大,但因呼吸作用的牵制,表观光合作用便降低(如图 4-16)。

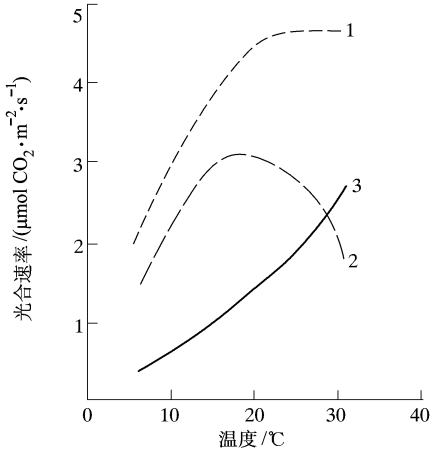


图 4-16　蓖在不同温度下的光合和呼吸速率
1　真正光合速率　2　表观光合速率　3　呼吸速率

温度对光合作用的影响与光照强度和 CO_2 浓度都有关系(如图 4-17),在光强度较高和 CO_2 浓度较大的条件下,光合作用的最适温度也随之提高,在光强和 CO_2 浓度低时,提高温度却增强了呼吸作用,对植物生长不利。因此,温室栽培植物时,晴天光照强度大,可以保持较高温度,阴天光弱或在夜间,应适当降低室内温度。要保证植物生长旺盛,充足的光照、丰富的 CO_2 和适当的温度三者缺一不可。

(四) 矿质元素

严格地讲,几乎所有的大量元素和微量元素都可以通过扩大光合面积、延长光合时间及提高光合能力等直接或间接地影响光合作用,其中以下几种元素在光合作用中的作用较为明确:N,P,S 和 Mg 等元素是叶绿素的组分及叶绿体的组成成分,其中 N 元素与叶绿素含量、叶绿体发育及光合酶活性的关系都很大,所以 N 素营养对光合作用的影响最为显著;Fe,Mn,Cu 和 Zn 等

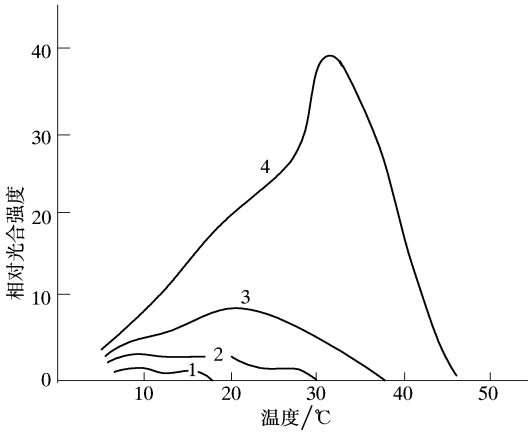


图 4-17　马铃薯光合作用的最适温度与光照强度和 CO_2 分数的关系

1. 光照非常弱，CO_2 很少　2. 全光照的 1/25，CO_2 体积分数为 0.03%

3. 全光照，CO_2 体积分数为 0.03%　4. 全光照，CO_2 体积分数为 1.22%

作为酶的辅基或活化剂，参与叶绿素的形成过程；K^+ 和 Ca^{2+} 通过调节气孔开闭控制 CO_2 的进入；K，Mg 和 Zn 是光合碳代谢有关酶的活化剂；B，K 和 P 等能促进叶片光合产物的转化和运输。在一定范围内，营养元素越多，光合速率就越快。因此，合理施肥，对保证光合作用的顺利进行，是非常重要的。

（五）水分

水分也是光合作用的原料，缺水可使叶片气孔关闭，影响 CO_2 进入叶内；缺水使叶片淀粉水解加强，可溶性糖积累，光合产物输出缓慢，因而光合速率下降；水分亏缺还会导致叶绿体膜结构破坏，叶片面积减小，使整株或群体的光合速率降低。实验证明，当土壤干旱时，光合作用的受抑制程度可达 10%～90%。

水分过多也会使光合作用下降，土壤水分太多，通气不良，妨碍根系活动，从而间接影响光合作用；雨水淋在叶片上，一方面遮挡气孔，影响气体交换，另一方面使叶肉细胞处于低渗状态。

各个因素对光合作用的影响不是孤立的，而是相互联系相互影响的，在自然条件下，植物光合作用的变化是各环境因子综合作用的结果。同时，在上述诸因素中，如果某一因素处在最低量下，它就成为当时的限制因素，限制着其他因素发挥作用，当改善这个因素时，就会使光合速率显著提高。因此，在分析各因素对光合作用的影响时，必须考虑多种因素的相互关系和综合影响，并从中找出限制因素，采取有效措施加以控制。

四、光合速率的昼夜变化和季节变化

（一）昼夜变化

植物在一天中，随着光照、温度等有规律的变化，光合作用强度也发生有规律的变化（如图

4-18)。如果植物水分供应充足,在一般日照与气温正常条件下,光合速率的变化与光照强度变化之间呈密切相关的单峰曲线,从早晨开始,光合作用逐渐加强,中午达到高峰,以后逐渐降低,到日落为止。但当在晴天无云而太阳光照强烈的夏季,光合进程便形成双峰曲线:一个高峰在上午,一个高峰在下午。中午前后,由于强光的光抑制和高温,植株强烈失水,气孔关闭,CO_2 供应不足,以及光合产物淀粉等积累在叶肉细胞的细胞质中,抑制光合作用的进行,使光合速率下降,这种现象称为光合"午休"现象,且这种现象随土壤含水量的降低而加剧。如在全天高光照下,苹果叶的净光合速率在光照不太强的7:00—9:00和13:00—15:00出现高峰,强光照的9:00—13:00出现低谷,在田间栽培的苹果、梨、杏和李的各品种,在绝大部分日子里,叶片的净光合速率日进程都是双峰曲线,最高峰在9:00—10:00和17:00左右,中午低谷可持续3~4 h。光合"午休"是植物遇干旱时普遍发生的现象,也是植物对环境缺水的一种适应方式。但是"午休"造成的损失可达光合生产的30%,甚至更多,所以在生产上应中午加以遮荫、适时灌溉,或选用抗旱品种,以缓和"午休"程度,使一天的光合作用均保持较高的水平。在有云的情况下,随着光照强度的不规则变化,光合强度则相应地出现时高时低的现象。

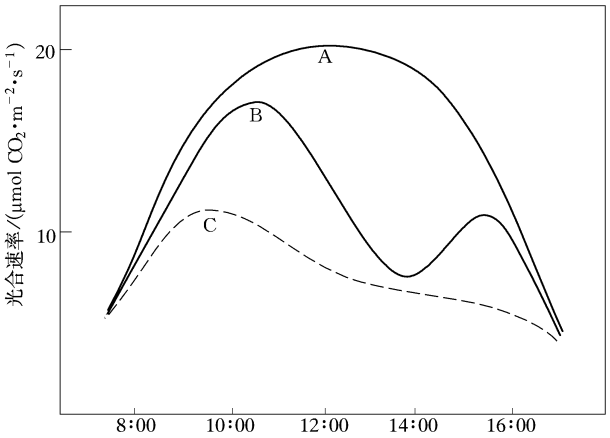


图 4-18　植物光合作用日进程的不同方式

A　单峰进程　B　双峰进程

C　特殊的单峰日进程,严重干旱条件下,下午的峰消失

(二) 季节变化

光合作用的季节变化也是植物对环境因子的一种适应,比昼夜变化更为复杂。

不管是落叶或常绿植物,在春季都萌发新叶。开始伸展的新叶呼吸作用超过光合作用,所以净光合速率会出现负值。随叶龄的增加,光合能力迅速增强,一直到叶子充分发育为止。随后光合作用又逐渐下降,这种变化是由叶片发育所决定的。在季节变化中,植物光合速率还受环境因子变化的影响。例如,常绿树的一年生针叶,4—5月植物叶子的光合速率逐渐升高,夏季最高,随着秋季的到来光合速率又下降。常绿树在冬季一般净光合速率极低或测不出来,但是在暖温带地区,冬季可以有相当明显的净光合速率,并可看到干物质的积累。

第五节　光合作用与作物产量

光合作用本质上是吸收、转化和贮藏太阳能的过程。一般来说，作物干物质有 95% 以上是直接或间接地来自光合作用。因此，光能利用率的高低与作物产量密切相关，如何充分利用照射到地球表面的日光能，以进行光合作用，是农业生产的核心问题。

一、作物对光能的利用

地球上日辐射资源丰富，但农作物的光能利用率低下。照射到地面上的太阳光能中，只有可见光部分的 400～700 nm 的光能被植物用于光合作用，对光合作用有效的可见光称为光合有效辐射。如果把到达叶面的日光全辐射能定为 100%，那么经过如图 4-19 所示的若干难免的损失之后，最终贮存在糖类中的光能最多只有 5%。通常把单位土地面积上植物光合作用所积累的有机物质中所含的化学能，占同一时间内入射光能量的百分率称为光能利用率。

$$\text{光能利用率}=\frac{\text{单位面积上的作物生物产量折合热能}}{\text{单位土地面积在生育期所接受的日光能}}\times 100\%$$

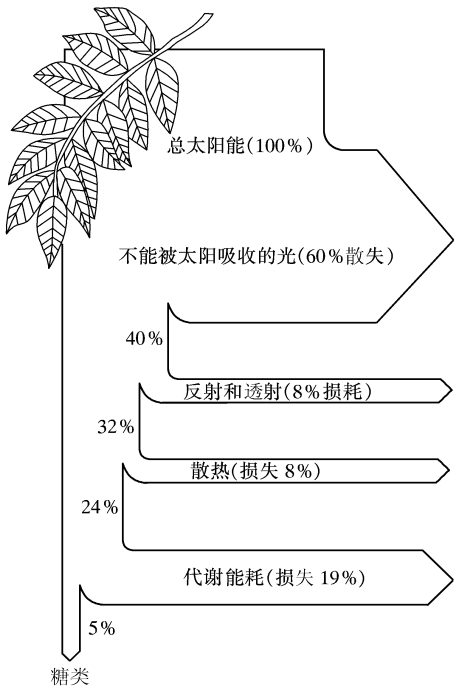


图 4-19　叶片中太阳能向糖类转化的过程
在所有的运输能量中仅有 5% 的能量转化为糖类

实际上，作物的光能利用率很低，即使目前的高产田，其年光能利用率也只有 1%～2%，而一般低产田块的年光能利用率只有 0.5% 左右。实际的光能利用率为何比理论光能利用率低呢？主要原因有三个：

1. 漏光损失

作物生长初期植株小，叶面积不足，日光的大部分直射于地面而损失。有人估算水稻与小麦等作物漏光损失的光能可在 50% 以上，如果前茬作物收割后不立刻种后茬，土地空闲时间延长，则漏光损失就会更大。

2. 光饱和浪费

夏季太阳有效辐射可达 1800～2000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，但大多数植物的光饱和点为 540～900 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，约有 50%～70% 的太阳能被浪费掉。

3. 环境条件不适及栽培管理不当

作物在生长期间，经常会遇到不适于作物生长和光合的逆境，如干旱、水涝、低温、高温、阴

雨、强光、缺 CO_2、缺肥、盐渍和病虫草害等。在逆境条件下，作物的光合生产率要比顺境下低得多，这会使光能利用率大为降低。

二、改善光合性能是提高作物产量的根本途径

作物产量决定于干物质积累的多少，其中大部分直接或间接地来自于光合作用有机物质的积累。光合产物的多少取决于光合面积、光合能力与光合时间三个因素，积累多少则与光合产物的消耗有关。最后产品器官发达与否，相对密度多大，即经济产量的高低，则决定于光合产物在各器官间分配利用的情况（用经济系数表示）。决定作物经济产量的五项因素即光合面积、光合能力、光合时间、光合产物的消耗和光合产物的分配利用，统称为作物光合系统的生产性能，简称光合性能。作物经济产量与光合性能的五项因素的关系可用下式表示：

经济产量＝生物产量 × 经济系数

生物产量＝光合产量 － 消耗

光合产量＝光合面积 × 光合能力 × 光合时间

经济系数＝经济产量（即产品器官质量）÷ 生物产量（植株总质量）

概括起来：

经济产量＝［（光合面积 × 光合能力 × 光合时间）－ 消耗］× 经济系数

由此可见，光合性能的五个方面是决定光能利用率和作物产量高低的关键。一般说来，凡是光合面积较大，光合能力较强，光合时间较长，光合产物消耗较少，而光合产物向产品器官的运输分配较多（即经济系数较高）的作物，就能获得较多的产量；反之，产量就低。实际上，农业生产中的一切增产措施，都是通过改善光合性能而起作用的。改善光合性能是植物增产的根本途径（如图 4－20）。

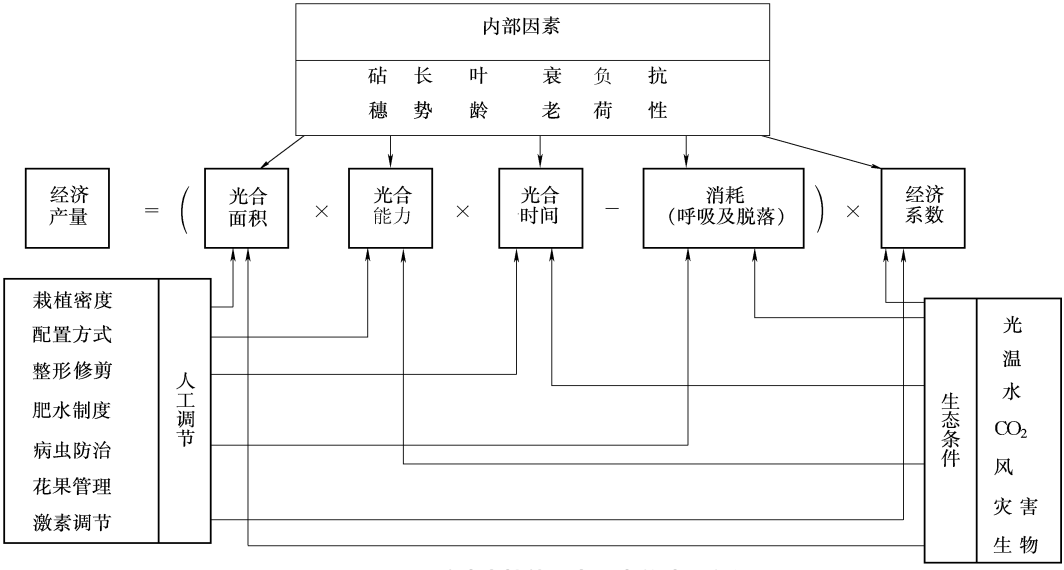


图 4－20　影响光合性能五大因素的诸项条件

（引自辛培刚，1995）

(一) 延长光合时间

延长光合时间就是最大限度地利用光照时间,可通过提高复种指数、延长生育期或人工补充光照等措施来适当延长光合时间。

复种指数就是指全年内农作物收获面积与耕地面积之比。我国传统的轮、间、套种等措施,以及目前应用的温室栽培或育苗移栽都可通过巧妙地搭配各种作物,增加收获面积,从时间上和空间上更好地利用光能,缩短土地空闲时间,减少漏光率。如改一年一熟制为一年两熟制或三熟制、林粮间作、开发立体农业及园林绿化实行乔灌草相结合等也都是基于提高复种指数的措施。

在不影响耕作制度的前提下,适当延长作物的生育期,例如前期加强土肥水管理,促进根系发育,使叶片早生快发,较早就有较大的光合面积,后期防止叶片早衰,特别是防止作物功能叶的早衰,是延长叶片光合作用时间、提高作物产量的重要措施之一。适时早播、早栽或采用铺地膜、温室、塑料棚或阳畦等保护地栽培措施,都可以延长生育期,增加光合时间,提高光能利用率。对于叶用植物,采叶时在不影响采叶品质的前提下,可适当晚采,并且切忌采叶过度。

(二) 增加光合面积

光合面积即植物的绿色面积,主要是叶面积,是影响产量最大,同时又是最容易控制的一个因子。但产量高低决定于植株群体的光合面积综合效应的大小,在生产上,群体叶面积的大小一般以叶面积系数 (LAI) 为指标。叶面积系数是指单位土地面积上叶面积的数量,是作物密植是否合理,群体发育是否正常的衡量指标。LAI 过小,部分光能会因叶少漏光而损失;LAI 过大,叶片相互遮蔽,通风透光差,部分遮荫程度深的叶片处于光补偿点以下而成为无效叶片,叶幕平均净光合速率下降;当受遮荫程度深的叶片恰处于光补偿点时,群体的叶面积系数称为最适 LAI。生产实践证明,小麦、玉米、水稻、棉花和大豆等大多数农作物的最适 LAI 为 3～5,林木果树则多在 3～10,如苹果树为 2 5～3,桃树为 7～9 等。不同株型植物的最适 LAI 及密植程度不同,近年来国内外培育出比较优良的高产作物新品种,株型都具有共同的特征,即植株矮化,叶直、厚、紧凑。也可通过整枝修剪,改善株型,如当前在果树上推广的矮小而开放型的树体结构,均可减少或消除无效空间,同时,增加密植程度,增大光合面积,充分利用光能,提高光能利用率。

同时还要掌握合理的 LAI 的动态变化。前期叶面积应扩展增加较快,吸收更多的日光能,漏光减少;中期保持 LAI 相对稳定,但也要避免叶片过多;后期 LAI 的下降要慢,以延长光合时间。当前果树生产上普遍推广的矮化密植、计划密植和园内间作适宜作物,都是为了尽快扩大群体 LAI,增加早期产量和提高光能利用率。

另外,果园内地面覆盖反光薄膜 (银白色),可促进果树下部叶片对反射光的吸收利用,提高光能利用率。

阅读材料 4-1:作物合理的群体结构应具备的标准

1. 合理的群体结构,应以保证作物高产、稳产、优质及低消耗为目的。
2. 合理的群体结构,应以经济而有效地利用光能和地力为前提。
3. 合理的群体结构,应以群体与个体、地上部与地下部、营养器官与生殖器官以及前期与后

期,都能得到比较健全而协调的发展为条件。

4 合理的群体结构的具体指标,应以作物品种特性(如植株高矮、叶片大小、厚薄、角度及需光、需肥、需水等特性)和具体生产条件(如地力、光照和肥水等)的不同而不同为原则。

(三) 提高光合效率

单位绿叶面积的光合效率受到各种内、外因的综合影响,生产上提高光合效率所采取的主要措施有:

1 选育高光合效率的砧穗组合和丰产品种

就果树而言,目前除菠萝外,果树虽均属 C_3 植物,但种类与品种间光合效率仍有不少差异,如沙梨中的黄花梨、苹果中的短枝型品种,光合效率就显著提高。再结合适应性、抗性和生长结果习性的优势,从中选出经济产量高的砧穗组合,如浙江的豆梨砧黄花梨等,就可把果园所截获的日光能,充分利用,提高光合效率。

2 选择和改善植物光合作用的有利条件

首先要适地适作,选择优良的小气候和土壤条件。其次要乔、灌、草结合,建立果园或其他植物群体,加深耕作层,改良土壤,生草种绿肥,覆盖免耕,合理施肥灌水,应用生理活性物质,雨季排水,综合防治病虫,改善通风和增加 CO_2 供应,抵御灾害等。例如,目前常采用 CO_2 施肥的方法增加 CO_2 含量,提高光合效率,在温室或塑料薄膜棚室等保护地栽培条件下,CO_2 施肥可用干冰(固体 CO_2),它在常温下升华为气态,也可燃烧液化石油气增加 CO_2 浓度,还可用强酸与碳酸盐反应,使其产生 CO_2,或结合糖化饲料发酵,或用水缸盛厩肥发酵,不时搅拌,即可达到增加室内 CO_2 浓度的目的。

大田作物进行 CO_2 施肥有一定困难,目前采取的主要有增施有机肥,实行秸秆还田和促进微生物分解有机物质放出 CO_2 等措施,提高冠层内的 CO_2 浓度。

以上措施,均可有效地改善植物的环境及其生理状况,提高作物的光能利用率。

(四) 减少经济器官以外的消耗

一方面可利用 C_3 植物利用 CO_2 效率低,光呼吸强,光合效率低,而 C_4 植物则相反的特点,通过筛选低 CO_2 补偿点植株,或利用光呼吸抑制剂或改变环境中的气体成分,尤其是增加 CO_2 浓度,降低光呼吸,以提高光能利用率。另一方面,可通过增大昼夜温差,或减少光合午休现象,降低夜间或中午的呼吸消耗,以增加光合产物的积累,提高光能利用率。

生产上也可通过合理密植和整形修剪,减少树冠无效体积和器官;通过疏花疏果、病虫防治和减少由于农药、叶面施肥不当等叶片伤害而造成的叶片坏死、脱落等现象,减少无效消耗,增加营养积累。

(五) 提高经济系数

经济系数是表示生物产量向经济器官分配比例的指标。生产上,可通过整形修剪、化学调控等人工调节和一定的控制措施,调节养分在营养器官和生殖器官间分配的矛盾,促进花芽形成和提高坐果率,使光合产物定向分配流动,增加向果实等经济器官的养分供应,从而提高经济系数,以提高经济产量。

小　结

绿色植物光合作用是地球上最为普遍、规模最大的反应过程，在有机物质合成、蓄积太阳能量和净化空气、保持大气中氧气含量和碳循环的稳定等方面起关键作用，是农业生产的基础，在理论和实践上都具有重大意义。

叶片是进行光合作用的主要器官，叶绿体是光合作用的重要细胞器。高等植物的叶绿体色素包括叶绿素（a 和 b）和类胡萝卜素（胡萝卜素和叶黄素），它们分布在光合膜上。叶绿素的吸收光谱和荧光现象，说明它可吸收光能、被光激发。叶绿素的生物合成在光照条件下形成，既受遗传制约，又受到光照、温度、矿质营养、水和氧气等的影响。

光合作用包括光反应过程和光合碳同化两个相互联系的步骤，光反应过程包括原初反应和电子传递与光合磷酸化两个阶段，其中前者进行光能的吸收、传递和转换，把光能转换成电能，后者则将电能转变为 ATP 和 NADPH（合称同化力）中贮藏的活跃的化学能。活跃的化学能转变为稳定化学能是通过碳同化过程完成的。碳同化有 C_3，C_4 和 CAM 三条途径，根据碳同化途径的不同，把植物分为 C_3 植物、C_4 植物和 CAM 植物。但 C_3 途径是所有的植物所共有的、碳同化的主要形式，其固定 CO_2 的酶是 RuBP 羧化酶。C_4 途径和 CAM 途径都不过是 CO_2 固定方式不同，最后都要在植物体内再次把 CO_2 释放出来，参与 C_3 途径合成淀粉等。C_4 途径和 CAM 途径原初固定 CO_2 的酶都是 PEP 羧化酶，其对 CO_2 的亲和力大于 RuBP 羧化酶，C_4 途径起着 CO_2 泵的作用，CAM 途径的特点是夜间气孔开放，吸收并固定 CO_2 形成苹果酸，昼间气孔关闭，利用夜间形成的苹果酸脱羧所释放的 CO_2，通过 C_3 途径形成糖。这是在长期进化过程中形成的。

光呼吸是绿色细胞吸收 O_2 放出 CO_2 的过程，其底物是 C_3 途径中间产物 RuBP 加氧形成的乙醇酸。整个乙醇酸途径是依次在叶绿体、过氧化物酶体和线粒体中进行的。C_3 植物有明显的光呼吸，C_4 植物光呼吸不明显。

植物光合速率因植物种类品种、生育期及光合产物积累等的不同而异，也受光照、CO_2、温度、水分、矿质元素和 O_2 等环境条件的影响。这些环境因素对光合作用的影响不是孤立的，而是相互联系、共同作用的。在一定范围内，各种条件越适宜，光合速率就越快。

目前植物光能利用率还很低，作物现有的产量与理论值相差甚远，所以增产潜力很大。要提高光能利用率，就应减少漏光等造成的光能损失和提高光能转化率，主要通过适当增加光合面积、延长光合时间、提高光合效率、提高经济系数和减少光合产物消耗等措施来提高光能利用率。改善光合性能是提高作物产量的根本途径。

重要概念

光合作用　原初反应　荧光现象　光合单位　反应中心色素　聚光色素　光系统　光合磷

酸化 同化力 光合碳同化 C_3 途径 C_4 途径 景天酸代谢途径 光呼吸 光合速率 光合生产率 光合势 光饱和点和光补偿点 光合“午休”现象 叶面积系数 复种指数 叶片功能期 比叶重

复习思考题

1 光合作用具有什么重要意义？

2 试述叶绿体的结构与功能的关系。

3 植物的叶片为什么是绿色的？秋天树叶为什么会呈现黄色或红色？分析植物叶片失绿(变黄)的可能原因。

4 为什么肉眼可看到叶绿素溶液发射荧光而看不到活体中叶绿体发射荧光？

5 光合作用分为哪几个阶段进行？各阶段间的关系是怎样的？

6 C_4 植物叶片在结构上有哪些特点？采集一植物样本后，可采用什么方法来鉴别它属哪类植物？

7 为什么说光呼吸与光合作用是伴随发生的？光呼吸有何生理意义？

8 把大豆和高粱放在同一密闭照光的室内，一段时间后会出现什么现象？为什么？

9 在生产实践中如何应用光补偿点、光饱和点、CO_2 补偿点和 CO_2 饱和点的知识？

10 产生光合“午休”现象的可能原因有哪些？如何缓和“午休”程度？

11 植物的光合速率高产量就一定高，这种说法是否正确？为什么？

12 作物光能利用率较低的原因有哪些？怎样提高作物群体的光能利用率？

13 冬季在温室中栽培蔬菜，采取哪些农业措施可提高植物的光合效率？

14 解释下列现象或说明下列措施的生理依据：

(1) 秋后树叶呈黄色或红色；

(2) 过密栽植或大冠乔化树基部叶片易早衰；

(3) 温室增施 CO_2 或有机肥可增产；

(4) 气温过低的温室中的植物，CO_2 施肥易使植物受气害；

(5) 阴天温室应适当降温。

主要参考文献

1 孟繁静. 植物生理学. 武汉：华中理工大学出版社，2000

2 武维华. 植物生理学. 北京：科学出版社，2003

3 萧浪涛，王三根. 植物生理学. 北京：中国农业出版社，2003

4 梁作勤，田纪春. 植物生理学. 北京：北京农业大学出版社，1994

5 李德全,高辉远,孟庆伟. 北京:中国农业科学,1999
6 陈忠辉. 植物与植物生理. 北京:中国农业出版社,2001
7. 潘瑞炽. 植物生理学. 第4版. 北京:高等教育出版社,2001
8 李合生. 现代植物生理学. 北京:高等教育出版社,2002

第五章　植物的呼吸作用

教学目标要求

理论目标：

1　了解植物呼吸作用的类型及重要意义。

2　理解有氧呼吸的基本化学历程及对其影响的内、外因素。

3　掌握呼吸作用知识在农业生产上的应用。

技能目标：

1　植物呼吸作用指标的测定。

2　列举并分析农业生产中与作物呼吸作用有关的农业措施。

植物在进行光合作用的同时也不停地进行呼吸作用，将体内复杂的有机物质分解为简单的物质，释放出能量，这样通过同化作用和异化作用的不断进行来推动生命活动的正常进行。呼吸作用是一切生活细胞的共同特征，呼吸作用停止，就意味着生命的终止。

第一节　呼吸作用的概念及生理意义

一、呼吸作用的概念

呼吸作用是指生活细胞内的有机物质，在酶的参与下，逐步氧化分解并释放能量的过程。依据呼吸过程中是否有氧参与，可将呼吸作用分为有氧呼吸和无氧呼吸两大类型。

（一）有氧呼吸

有氧呼吸是指生活细胞吸收分子氧，将呼吸底物彻底氧化分解，形成 CO_2 和 H_2O，同时释放能量的过程。呼吸作用中被氧化的有机物质称为呼吸底物。一般来说，淀粉、葡萄糖和果糖等糖类是最常用的呼吸底物。如以葡萄糖为呼吸底物，有氧呼吸的总反应可用下式表示：

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \xrightarrow{\text{酶}} 6CO_2 + 6H_2O + \text{能量} \quad \Delta G' = -2870\ kJ \cdot mol^{-1}$$

$\Delta G^{\circ\prime}$ 是指 pH 为 7 时标准自由能的变化。上列反应式表明，在有氧呼吸时，呼吸底物被彻底氧化为 CO_2 和 H_2O，O_2 被还原为 H_2O。但是此反应式不能准确地说明呼吸作用的真实过程，因为分子氧并不直接参与葡萄糖的氧化，而是 H_2O 中的氧参加到葡萄糖的降解产物中。氧化作用分为许多步骤进行，能量也是逐步释放的。

有氧呼吸是高等植物呼吸作用的主要形式，一般讲的呼吸作用，主要是指有氧呼吸。

（二）无氧呼吸

无氧呼吸是指生活细胞在无氧条件下，将某些有机物质分解成为不彻底的氧化产物，同时释放能量的过程。微生物进行的无氧呼吸被称为发酵，例如酵母菌在无氧条件下分解葡萄糖产生酒精，这种作用称为酒精发酵，其反应式如下：

$$C_6H_{12}O_6 \xrightarrow{\text{酶}} 2C_2H_5OH + 2CO_2 \quad \Delta G^{\circ\prime} = -226\ kJ\cdot mol^{-1}$$

高等植物的无氧呼吸也可产生酒精，其过程与酒精发酵相同。例如苹果、甘薯贮藏久了会产生酒味，这就是酒精发酵的结果。

高等植物的无氧呼吸除产生酒精外，还可产生乳酸，例如马铃薯块茎、甜菜块根、胡萝卜肉质根和青贮饲料，在缺氧条件下就产生乳酸，其反应式如下：

$$C_6H_{12}O_6 \xrightarrow{\text{酶}} 2CH_3CHOHCOOH \quad \Delta G^{\circ\prime} = -197\ kJ\cdot mol^{-1}$$

无氧呼吸不一定是在完全缺氧的条件下才会发生，例如苹果在正常条件下，也会产生酒味。有氧呼吸是从无氧呼吸进化而来的，高等植物的呼吸类型主要是有氧呼吸，但也仍保留着能进行无氧呼吸的能力，这有利于它在缺氧条件下通过无氧呼吸来维持生命活动对能量的要求。如种子吸水萌动，胚根、胚芽等在未突破种皮之前，主要是进行无氧呼吸；成苗遇到淹水时，可进行短时期的无氧呼吸，以适应缺氧条件。但长期的无氧呼吸对植物是有害的，主要原因是：① 无氧呼吸消耗的有机物质多，但释放的能量少，不能满足正常生命活动对能量的要求，只有通过加快呼吸底物的消耗来获得所需的能量，致使呼吸底物很快耗尽；② 无氧呼吸对呼吸底物氧化不彻底会累积酒精和乳酸，累积过多对植物会产生伤害；③ 无氧呼吸的中间产物种类少，不能为其他重要生物大分子的合成提供原料。

二、呼吸作用的生理意义

呼吸作用是维持植物生命活动最主要的生理过程，是衡量生命活动强弱的重要指标，具有十分重要的意义，主要表现在以下三个方面：

（一）为生命活动提供能量

生命活动是需要能量来推动的，除绿色细胞可直接利用光能进行光合作用外，其他生命活动所需能量都依赖于呼吸作用。呼吸作用将有机物质生物氧化，使其中的化学能以 ATP 形式贮存起来，当 ATP 在 ATP 酶作用下分解时，再把贮存的能量释放出来，以不断满足植物体内各种生理过程对能量的需要（如图 5—1），未被利用的能量就以热能的形式散失，呼吸放热可提高植物

体温，有利于种子萌发，幼苗生长，开花授粉和受精等。

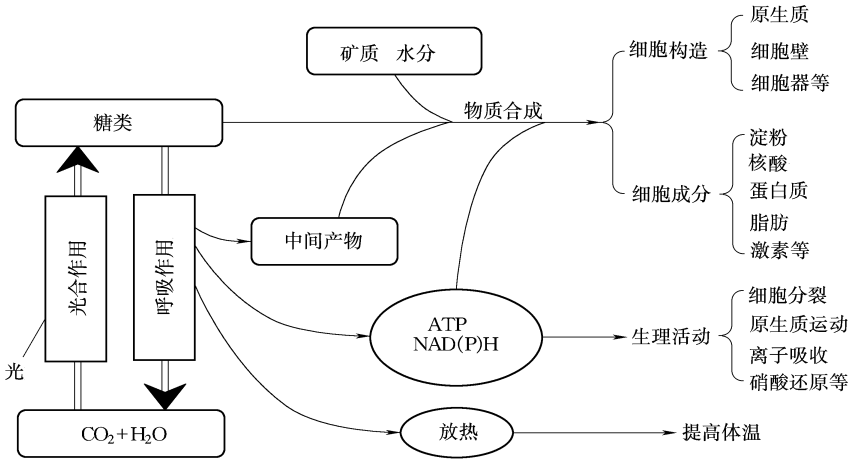


图 5-1　呼吸作用的主要功能示意图

(二) 中间产物是合成植物体内重要有机物质的原料

呼吸作用在有机物质的降解过程中，产生许多中间产物，其中有的中间产物化学性质十分活跃，如苹果酸、磷酸甘油酸和 α-酮戊二酸等，这些物质都是进一步合成植物体内新的有机物质的原料。当呼吸作用发生改变时，中间产物的数量和种类都要随之而发生改变，从而影响其他物质的代谢过程。因此，呼吸作用在物质代谢与能量代谢中起着枢纽作用。

(三) 增强植物的抗病能力

在植物遭受病原微生物侵染后，染病组织的呼吸作用迅速加强，以此来氧化分解病原微生物分泌的毒素，消除其毒害。植物受伤时还可通过旺盛的呼吸作用，促进伤口愈合，加速木质化或栓质化，以减少病菌的侵染。此外，呼吸作用的某些中间产物可进一步转化为能够杀灭病原微生物的绿原酸和植保素等，以增强植物的免疫能力。

第二节　高等植物的呼吸系统

高等植物在多变的环境中生活，为了积极地适应环境条件，往往需要改变呼吸代谢等生化途径。植物在长期的进化过程中，出现了呼吸代谢的多条途径，各条呼吸途径之间相互联系和制约，构成了一个可自主调节的呼吸代谢机制，如在有氧条件下进行三羧酸循环和戊糖磷酸途径，在缺氧的条件下进行酒精发酵和乳酸发酵等。

一、有氧呼吸的重要途径——糖酵解－三羧酸循环途径

这一途径包括糖酵解和三羧酸循环两大步骤（如图5-2）。糖酵解是在细胞质中进行的，与能量转化关系密切的三羧酸循环发生在线粒体中。

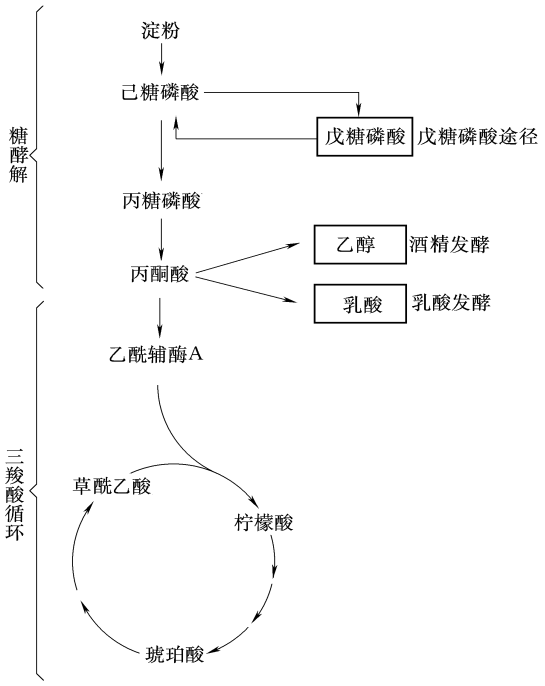


图5-2　植物呼吸代谢的主要途径示意图

（一）糖酵解（EMP）

己糖在细胞质中在一系列酶的催化下，经过脱氢而氧化，逐步转变为丙酮酸的过程称为糖酵解过程。这个过程没有游离氧的参加，普遍存在于动物、植物和微生物的细胞中，是有氧呼吸和无氧呼吸共同都要经历的一个过程（如图5-3）。

1. 葡萄糖的活化

所谓活化就是在高能化合物ATP参与下进行磷酸化，以提高分子的能量水平。葡萄糖在己糖激酶、磷酸葡萄糖异构酶和磷酸果糖激酶的作用下，消耗两个ATP，逐步转化成果糖-1,6-二磷酸。

2. 果糖-1,6-二磷酸的裂解

在醛缩酶的作用下，果糖-1,6-二磷酸分解为甘油醛-3-磷酸和二羟丙酮磷酸，后者在丙糖磷酸异构酶的作用下可变为甘油醛-3-磷酸。

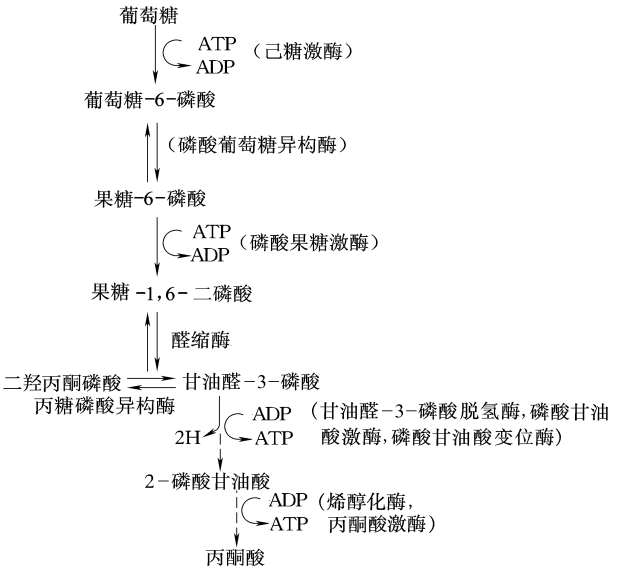


图 5-3 糖酵解过程

3. 丙糖氧化

甘油醛-3-磷酸经过脱氢氧化等反应形成磷酸甘油酸，产生一个 ATP 和一个 NADH。然后，磷酸甘油酸经脱水和脱磷酸形成丙酮酸，并产生一个 ATP。至此，一分子葡萄糖经过糖酵解分解为两分子丙酮酸。

在糖酵解过程中，每 1 mol 葡萄糖产生 2 mol 丙酮酸时，净产生 2 mol ATP 和 2 mol NADH+H^+。糖酵解的总反应式可归纳为：

$$C_6H_{12}O_6+2NAD^++2ADP+2Pi \qquad 2CH_3COCOOH+2NADH+2H^++2ATP+2H_2O$$

（二）三羧酸循环（TCA）

丙酮酸在有氧条件下进入线粒体，继续逐步氧化分解，并释放出能量，由于这一过程是从乙酰辅酶 A 与草酰乙酸缩合成含有 3 个羧基的柠檬酸开始的，所以把这一过程称为三羧酸循环（TCA 循环），又称柠檬酸循环，其主要步骤如图 5-4 所示。TCA 循环是在线粒体的基质中进行的，普遍存在于动物、植物和微生物细胞中。

丙酮酸在几种酶和辅助因素的参与下，先经过一次脱羧和脱氢，产生乙酰辅酶 A。乙酰辅酶 A 和草酰乙酸结合形成柠檬酸，再经过一些转变并脱氢脱羧，生成 α-酮戊二酸，它再经过两次脱氢和一次脱羧而转变为延胡索酸，延胡索酸又经一次转变和脱氢，生成草酰乙酸，草酰乙酸又可和由丙酮酸转变来的乙酰 CoA 结合产生柠檬酸而形成一个循环，每进行一次循环，就使一分子丙酮酸完全氧化分解成 CO_2 和氢，氢再经呼吸链的传递最后交给氧形成 H_2O。

一分子葡萄糖经糖酵解-三羧酸循环途径彻底氧化分解的总方程式为：

糖酵解　　$_{6}H_{12}O_{6}+O_{2}$　　$2CH_{3}COCOOH+2H_{2}O$

三羧酸循环　　$2CH_{3}COCOOH+6H_{2}O$　　$6CO_{2}+10(2H)$

$10(2H)+5O_{2}$　　$10H_{2}O$

总计　　$C_{6}H_{12}O_{6}+6O_{2}$　　$6CO_{2}+6H_{2}O$

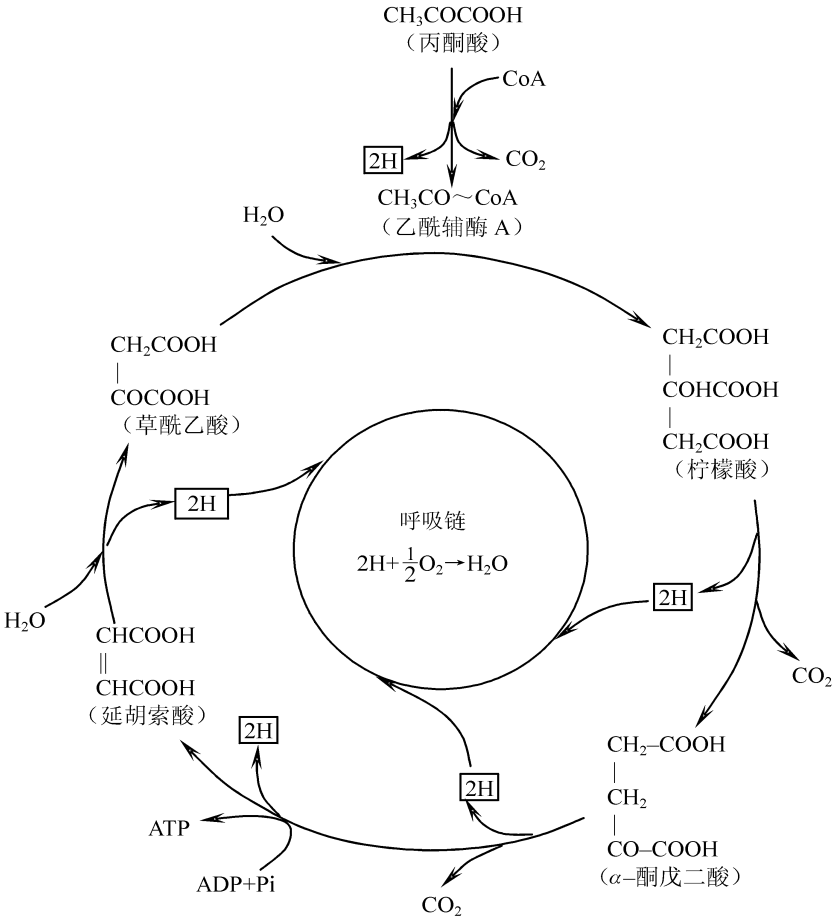


图 5–4　三羧酸循环

二、戊糖磷酸途径 (PPP)

戊糖磷酸途径是高等植物中有氧呼吸的另一途径，又称己糖磷酸途径 (HMP) 或葡萄糖直接氧化途径，葡萄糖在细胞质内直接氧化脱羧，并以戊糖磷酸为重要中间产物 (如图 5–5) 。

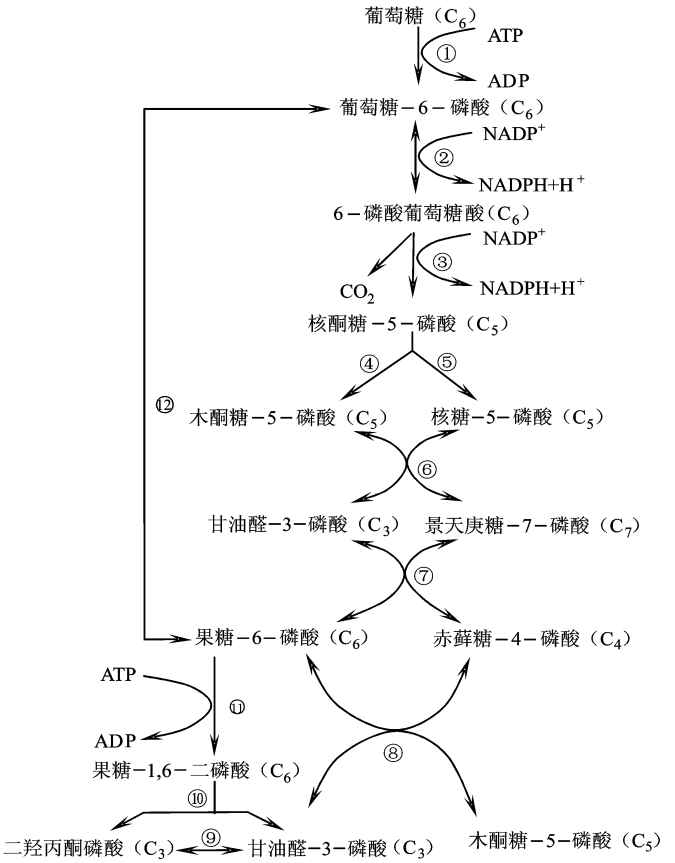


图 5-5　戊糖磷酸途径

① 己糖激酶　② 葡萄糖-6-磷酸脱氢酶　③ 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶　④ 核酮糖磷酸异构酶　⑤ 核糖磷酸异构酶　⑥ 转酮醇酶　⑦ 转醛醇酶　⑧ 转羟乙醛基酶　⑨ 丙糖磷酸异构酶　⑩ 醛缩酶　⑪ 磷酸果糖激酶　⑫ 己糖磷酸异构酶

由图 5-5 可以看出，葡萄糖先经磷酸化成为活化态的葡萄糖－6－磷酸（G6P），然后以 $NADP^+$ 为氢受体生成 6－磷酸葡萄糖酸。后者在 6－磷酸葡萄糖酸脱氢酶的催化下，以 $NADP^+$ 为氢受体继续脱氢，同时脱羧，生成核酮糖－5－磷酸（Ru5P）。6 mol 的核酮糖－5－磷酸（共有 6×5＝30 个碳原子）经 C_3，C_4，C_5 和 C_7 等糖，然后转变成为 5 mol 葡萄糖－6－磷酸（同样含有 5×6＝30 个碳原子）。经过 6 次循环反应之后，1 mol 的 G6P 被分解而生成 6 mol CO_2，其反应式为：

$$6G6P + 12NADP^+ + 7H_2O \quad 6CO_2 + 12NADPH + 12H^+ + 5G6P + Pi$$

戊糖磷酸途径的生理意义：

1. 该途径形成的大量 NADPH 是合成脂肪的“还原力”，同时在非光合细胞的硝酸盐、亚硝酸盐的还原以及氨的同化等过程中起重要作用。

2. 该途径中的一些中间产物是许多重要有机物质生物合成的原料，如核酸、生长素类激素

合成等，因此，增强戊糖磷酸途径有利于延缓或阻止器官的脱落。由于赤藓糖－4－磷酸（E4P）和EMP中的磷酸烯醇式丙酮酸（PEP）可合成莽草酸，经莽草酸途径还可合成与抗病性有关的绿原酸、咖啡酸等，因此戊糖磷酸途径与植物的抗病性有关，凡抗病性较强的品种这条途径都较发达。

3　PPP途径在许多植物中普遍存在，特别是在干旱、受伤和植物感病时，该途径可占全部呼吸的50%以上。由于该途径和EMP－TCA途径酶系统不同，所以当EMP－TCA途径受阻时，PPP可代替正常的有氧呼吸。

4　从能量角度考虑，PPP每氧化1分子葡萄糖可产生12分子的$NADPH+H^+$，有较高的能量转化效率，因此可为各种代谢提供充分的能量。

三、电子传递与氧化磷酸化

糖酵解、三羧酸循环等呼吸代谢过程中脱下的氢被NAD^+或FAD所接受而产生的NADH或$FADH_2$都不能直接与游离的氧分子结合，必须经过一系列的氢或电子传递体后，才能最后与氧结合，氧气是这些氢的最终受体，这种在生物体内进行的氧化作用，称为生物氧化。生物氧化是在活细胞内，在常温、常压、pH接近中性和有水的环境下，在一系列的酶和中间传递体的共同作用下逐步地完成的，而且能量是逐步释放的。

（一）呼吸链的概念和组成

呼吸链也称呼吸电子链，是线粒体内膜上由一系列呼吸链传递体组成的电子传递总轨道，呼吸链传递体可把代谢脱下的电子严格有序地传给分子氧。呼吸链的基本构成可分为两大类：一类是氢传递体，另一类是电子传递体。氢传递体主要有NAD^+，FMN，FAD和Q等。电子传递体包括细胞色素系统和某些黄素蛋白、铁硫蛋白。呼吸链传递体传递电子的顺序是：代谢物→NAD^+→FAD→Q→细胞色素系统→O_2（如图5－6）。在呼吸链中，各传递体的顺序是固定不变的，电子e能从底物流向氧分子，其原因一方面是各个系统有专一性，另一方面各电子载体的氧化还原电位不同，底物脱氢时电位最低，至分子氧，依次升高，电子总是由低电位流向高电位。

（二）氧化磷酸化

底物脱下的氢通过呼吸链传递到氧的过程中，伴随着ADP和Pi生成ATP，即氧化作用和磷酸化作用同时进行，这一过程称氧化磷酸化作用，是需氧生物合成ATP的主要途径。电子沿呼吸链由低电位流向高电位是个逐步释放能量的过程，当电子在两个电子传递体之间传递转移时，释放的能量若可满足ADP磷酸化生成ATP的需要，即视为氧化磷酸化的偶联部位，电子从NADH传递到O_2共有三个偶联部位，即NADH氧化可产生3个ATP，若从$FADH_2$开始则氧化共产生2个ATP。

四、光合作用与呼吸作用的关系

呼吸作用与光合作用是植物体内两个既相互对立又相互依存的物质转化和能量转变过程，共处于统一的有机体中，两者的主要区别及其相互关系如图5－7和表5－1所示。

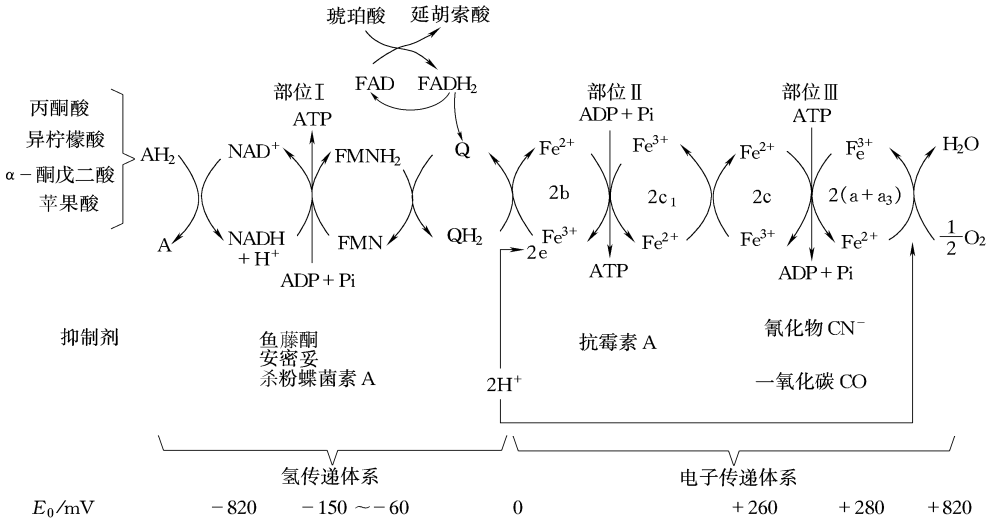


图 5–6　呼吸链

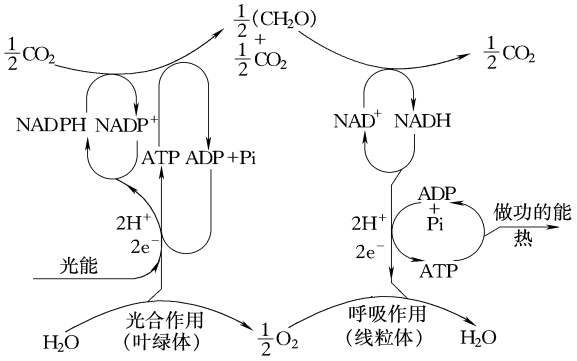


图 5–7　光合作用与呼吸作用之间的关系

表 5–1　呼吸作用和光合作用的区别及联系

光　合　作　用	呼　吸　作　用
① 利用简单的无机物质（CO_2 和 H_2O）合成为有机物质（糖），表现为吸收 CO_2 放出 O_2	① 把有机物质氧化分解为无机物质，表现为吸收 O_2 放出 CO_2
② 是贮能的过程（把日光能转变为化学能贮存在有机物质中）	② 是放能的过程（把贮存在有机物质中的能量释放出来，形成 ATP 及部分热能）
③ 只在绿色细胞中进行，进行的细胞器为叶绿体	③ 在所有生活细胞中进行，进行的部位除细胞质外，主要的细胞器为线粒体
④ 必须在有光的条件下才能进行	④ 在有光、无光下均可进行
⑤ 为呼吸作用提供物质基础，所释放的 O_2 也可供呼吸利用	⑤ 为所有细胞（包括绿色细胞）生命活动提供 ATP，所释放的 CO_2 也可供光合利用
⑥ 许多中间产物可以与呼吸共用	⑥ 许多中间产物可以与光合共用

第三节　影响呼吸作用的因素

一、呼吸作用的生理指标

(一) 呼吸速率

呼吸速率又称呼吸强度，是指在一定温度条件下，单位时间、单位质量（干重或鲜重）的植物组织（或单位细胞）所放出的 CO_2 或吸收的 O_2 的量，常用单位有 $\mu molCO_2 \cdot g^{-1}FW \cdot h^{-1}$，$\mu molO_2 \cdot g^{-1}FW \cdot h^{-1}$，$\mu molO_2 \cdot g^{-1}DW \cdot h^{-1}$ 等，也可用 $mgCO_2 \cdot g^{-1}FW \cdot h^{-1}$ 表示。水果、块根等常用鲜重（FW）表示，因叶片等植物材料含水量易变化，常用干重（DW）表示。

呼吸速率是衡量呼吸作用强弱最常用的生理指标，其变化受到许多因素的影响，植物种类、年龄、器官和生理状态不同，则呼吸速率相差很大，一般处于休眠状态的器官呼吸速率低。

(二) 呼吸商（RQ）

植物组织在一定时间内，放出 CO_2 的量与吸收 O_2 的量的比值称为呼吸商（RQ），又称呼吸系数。

$$RQ=\frac{\text{放出的 } CO_2 \text{ 的物质的量 (mol)}}{\text{吸收的 } O_2 \text{ 的物质的量 (mol)}}$$

呼吸底物的种类不同，呼吸商大小也不同。

1. 在供氧充足的条件下，以糖为呼吸底物，则呼吸商等于1：

$$C_6H_{12}O_6+6O_2 \quad 6CO_2+6H_2O \qquad Q=6/6=1$$

2. 以一些富含氢的物质（如脂肪、蛋白质）为呼吸底物时，则呼吸商小于1。如蓖麻油的氧化：

$$2C_{57}H_{104}O_9+157O_2 \quad 114CO_2+104H_2O \qquad RQ=114/157=0.73$$

3. 以富含氧的有机物质（如含氧比糖类多的有机酸）为呼吸底物时，则呼吸商大于1。如苹果酸的氧化：

$$C_4H_6O_5+3O_2 \quad 4CO_2+3H_2O \qquad RQ=4/3=1.33$$

由于呼吸商的大小与呼吸底物的性质关系密切，故可根据呼吸商的大小大致判断呼吸底物的种类及其性质变化。

氧气供应状况也影响呼吸商的变化。在供氧充足，以糖为呼吸底物时，RQ＝1；若供氧不足，两种呼吸并存，RQ＞1；在缺氧条件下，有氧呼吸受到抑制，只有 CO_2 的释放，无 O_2 的吸收，此时

呼吸商为无限大。

二、内部因素对呼吸作用的影响

植物的呼吸速率因植物的种类、器官、组织和年龄的不同而有很大差异，产生这些差异的原因，主要是由于细胞的代谢特点不同。

不同种类的植物，呼吸速率相差很大（如表 5-2）。一般来说，生长较快的植物，呼吸速率较高；生长缓慢的植物，呼吸速率比较低。例如小麦的呼吸速率比仙人掌高 37 倍。

表 5-2 不同植物的呼吸速率

植物种类	呼吸速率／($\mu mol O_2 \cdot g^{-1} FW \cdot h^{-1}$)
仙人掌	6.8
景天	16.5
云杉	44.1
蚕豆	96.6
茉莉	120.0
小麦	251.1
苹果果实	2～5

同一植物的不同器官和组织，呼吸速率相差也很大（如表 5-3，表 5-4）。生长旺盛的幼嫩器官，如茎尖、根尖等，其呼吸速率较成熟的茎、根要高；生殖器官的呼吸速率较营养器官高，如花的呼吸速率比茎、叶高 3～4 倍；花的雌雄蕊呼吸速率比花瓣和萼片高，雄蕊中又以花粉的呼吸速率最高。因而花器官对温度比较敏感，当温度不适宜时，会造成植物不能正常传粉、受精和结实。

表 5-3 苹果不同器官的呼吸速率

器官	呼吸速率／($mg CO_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$)	
	干重	鲜重
叶	930	336
枝	910	335
果	75	10
根	394	352

表 5-4 白蜡树干组织的呼吸速率

组织	呼吸速率／($\mu mol O_2 \cdot g^{-1} FW \cdot h^{-1}$)
韧皮部	167
形成层	220
木质部	20

同一器官在不同发育时期，呼吸速率也不一样。例如幼嫩的果实呼吸速率较高，在以后的果实生长期间，呼吸速率维持在较低的平稳状态，有些果实成熟时，呼吸速率又急剧升高。但大多

数植物的呼吸速率，会随着日龄的增加而逐渐降低。

多年生植物的呼吸速率还表现出季节周期性的变化，在温带生长的植物，春天呼吸速率最高，夏天略降低，秋天又上升，以后一直下降，到冬天降到最低点，这种周期性变化除了外界环境的影响外，与植物体内的代谢强度、酶的活性及呼吸底物的多寡也有密切关系。

三、外界条件对呼吸作用的影响

(一) 温度

呼吸作用是酶促反应过程，因而受温度的影响较大。温度对呼吸作用的影响，表现有温度三基点，即最高、最低和最适温度。大多数植物在温度接近0 ℃时，呼吸作用已十分微弱，但冬性作物在0 ℃以下，仍有明显的呼吸。例如冬小麦在−7 ℃的温度条件下，还可测得其呼吸速率，而耐寒的松树针叶，冬天在−10 ℃，甚至−25 ℃的寒冷条件下，仍有微弱呼吸，但在夏季生长条件下，−5～−4 ℃的低温时，呼吸作用已经停止。可见呼吸作用的温度下限还与细胞原生质的生理状态有关（如图5−8）。

温带地区植物呼吸作用的最适温度，大多是在25～35 ℃之间。在0～35 ℃的温度范围内，温度升高，呼吸作用亦随之增强，其温度系数为2.0～2.5。所谓温度系数，是指温度每升高10 ℃，呼吸速率增加的倍数。超过这个温度范围，呼吸作用随温度的升高而迅速降低，这主要是由于高温加速了酶的钝化而失活，其次是由于CO_2的累积和呼吸底物供不应求的影响。呼吸作用的最适温度比光合作用的最适温度（20～30 ℃）高，因此在温度过高和光强不足时，呼吸消耗大于光合累积，这对植物的生存是极为不利的。

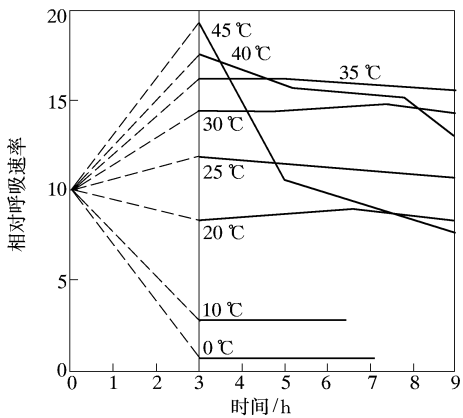


图5−8　温度对豌豆幼苗呼吸速率的影响

预先在25 ℃下培养4 d的豌豆幼苗相对呼吸速率为10，放到不同温度下，3 h后，测定相对呼吸速率的变化（引自王忠）

应当指出，呼吸作用的最适温度不是对植物生长最有利的温度，因为呼吸过速会减少光合产物的累积，影响植物的健康生长，并降低作物产量和产品品质。

(二) 氧气

呼吸作用是一个耗氧的过程。空气中的氧含量，既影响呼吸作用的强度，也影响呼吸作用途径的变化。在低氧浓度下，有氧呼吸随氧浓度的增加而增强，当氧浓度增加到一定程度时，呼吸作用不再随氧浓度的增加而增强，此氧浓度称为呼吸作用的氧饱和点。无氧呼吸随氧浓度的增加而减弱，当氧浓度增加到某一点时无氧呼吸消失，这一氧浓度，称为无氧呼吸熄灭点。过高的氧浓度，对植物是不利的，这可能与氧自由基形成有关（如图5−9，图5−10）。

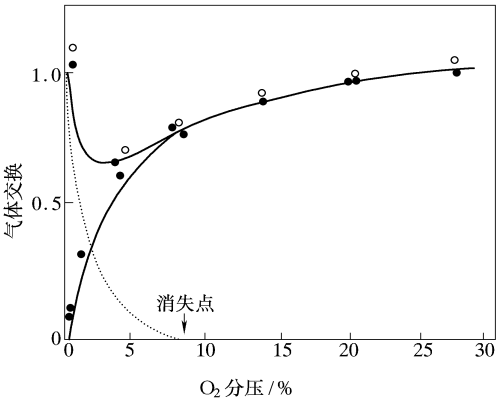


图 5-9　苹果在不同氧分压下的气体交换
实点为耗氧量，空心点为 CO_2 释放量，虚线为无氧条件下 CO_2 的释放，消失点表示无氧呼吸停止

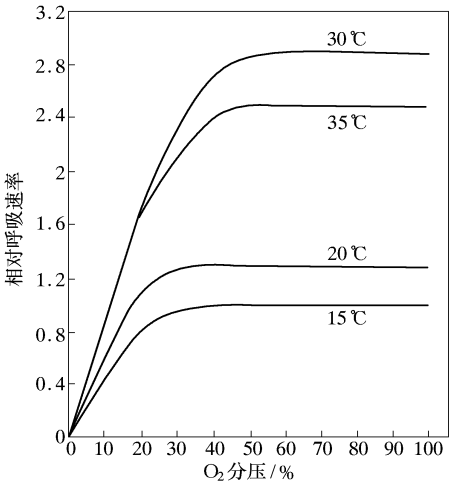


图 5-10　氧分压和温度对洋葱根尖呼吸速率的影响

不同的植物忍受缺氧的能力不同，水稻种子在 14 cm 深的水中仍有 80%的萌发率，而小麦在水中完全不能萌发。不同的植物器官，忍受缺氧的能力也不相同，水稻种子在淹水条件下的萌发，也只是胚芽鞘伸长，而胚根和胚芽的生长，仍需要有氧的供应。植物根系适应低氧的能力比地上部强。

㈢ 二氧化碳

CO_2 是呼吸作用的产物，增加环境中的 CO_2 浓度，呼吸作用便受到抑制，呼吸速率减慢。大气中的 CO_2 体积分数只有 0.035%，不会对植物的呼吸作用产生影响；但在通气不良的土壤中，由于根系的呼吸作用和土壤微生物的活动，土壤中的 CO_2 体积分数可增加至 4%～10%，这会严重抑制根的有氧呼吸，影响根系的正常生长。因此中耕松土，改善土壤的通气状况，是农作物高产的重要措施之一。

㈣ 水分

水分是保证植物正常呼吸的必备条件。例如风干的豌豆种子呼吸速率只有 0.1 $\mu mol O_2 \cdot g^{-1} FW \cdot h^{-1}$，吸水后呼吸速率迅速升高，比风干种子的呼吸速率高出几千倍，因此种子含水量是制约种子呼吸作用强弱的重要因素。但是处在生长状态的茎、叶、果实等，在水分严重亏缺时，呼吸作用反而增强，因为水分亏缺时，水解酶的活性增强，呼吸底物的浓度增加。

此外，病虫危害和机械损伤也会使作物的呼吸作用增强。机械损伤使呼吸作用增强的原因，一方面是机械损伤使呼吸底物与呼吸酶全然暴露，增大两者之间的接触面；另一方面是机械损伤导致创伤面的细胞转化为分生组织细胞，增强呼吸作用以修补创伤面。因此，在采收、包装、运输和贮藏多汁果实和蔬菜时，应尽可能防止机械损伤。

第四节　呼吸作用与农业生产

呼吸作用是植物物质代谢和能量代谢的中心，在作物的生长发育及物质吸收、运输和转化等方面起到十分重要的作用。掌握呼吸作用的规律，利用外界环境条件来促进或抑制呼吸作用，对于农业生产以及农产品贮藏保鲜具有重要意义。

一、呼吸作用与作物栽培

呼吸作用与种子的萌发、作物的生长发育、种子和果实的形成和产物的累积等关系十分密切。作物栽培的许多技术措施，都是直接或间接地保证呼吸作用的正常进行。

种子萌发伴随着强烈的物质转化，而物质转化与呼吸作用是密切相关的。种子萌发需要适宜的温度、充足的水分和足够的 O_2，这些条件都与维持种子旺盛的呼吸作用有关。如适时播种就是要求播种期的温度达到种子萌发的最低温度以上。水稻种子催芽时要温水接芽、经常翻堆；水稻播种时，要求田平泥烂，并适当沉泥，目的是调节种子堆内的湿度、温度和 O_2，控制其在适当的范围内，使呼吸保持适度，以利种子迅速、整齐地发芽。

在大田作物的田间管理中，要中耕松土，黏土掺沙，开沟排渍，适时灌溉，配方施肥，是为了防止土壤板结，改善土壤的通气条件，提高根系的呼吸代谢水平，促进根系发育，扩大根系吸收水分和矿质的面积。干旱和缺钾会使呼吸与氧化磷酸化解偶联，田间渍水会引起土壤缺 O_2，导致根系进行无氧呼吸，抑制根系的生长，作物生长势减弱，严重时会引起烂根。水稻拔节末期排水晒田，可促进新根的生长，复水后根系的吸收能力更强，这对促进穗的发育，夺取水稻高产是很有意义的。早、中稻在抽穗灌浆期间的气温较高，要深水灌溉，这可增加田间湿度，降低田间温度，减少作物呼吸消耗，有利于子粒灌浆。有喷灌设施的地方，傍晚时进行喷灌，既保证了作物的水分供给，又可降低田间温度，减少呼吸消耗，对种子和果实的生长是十分有利的。新疆地区的瓜、果品质好，产量高，重要的原因之一是由于白天光照强，光合作用旺盛，夜间温度低，呼吸消耗少，累积的同化物较多。

二、呼吸作用与种子贮藏

种子安全贮藏，主要任务是保证种子在贮藏期间不变质，并尽可能减少呼吸消耗，对生产用种子是要保持种子旺盛的生活力，这都要求降低种子在贮藏期间的呼吸速率。

种子的含水量是影响呼吸速率的主要因素之一，含水量很低的风干种子呼吸速率极低，不同植物种子的安全含水量不同（如表 5-5）。不同地区由于气候条件不同，种子的安全含水量也略有差异，我国南方地区由于雨水较多，气温也较高，种子的安全含水量也更低一些。如果种子含水量超过安全含水量，呼吸速率会迅速升高（如图 5-11）。例如小麦种子的含水量从安全含水量增加到 16%时，呼吸速率增加 5 倍。在安全含水量的范围内，种子中的水以束缚水状态存在，不

参与细胞内的生化反应,故呼吸作用微弱;随着水分含量的增加,自由水比例加大,水解酶活性增强,呼吸加速。所以保持种子库充分干燥,严格控制种子的含水量,是种子安全贮藏的关键。

表 5-5　种子贮藏期的安全水分含量标准

作　物	含水量/%	作物	含水量/%	作　物	含水量/%
籼稻	13.5	玉米	13.0	糜子	9.0
粳稻	14.0	荞麦	13.5	芝麻	7~8
大麦	12.0	大豆	12.0	蓖麻	8~9
小麦	13.5	蚕豆	12~13	向日葵	10~11
粟	13.5	花生(仁)	8~9		
高粱	13.0	棉籽	9~10		

降低库房内温度,也是种子安全贮藏的重要条件。在 0~50 ℃的温度范围内,温度每降低 5 ℃,种子寿命可延长一倍。长江流域地区,水稻生产用种,在自然条件下通常只能保存一年,如留存二年,种子的发芽率就只有百分之十几了,但在保存种源时,通过年年种植来保存,既麻烦,又费时费力,如果采用低温贮存,种子的寿命可延长到百年以上。一般地说,低温有利于延长种子的寿命,但有些热带地区的作物种子,如油棕、咖啡等,则不宜在太低的温度下保存,低温可能使种子冻死。

降低库房内的含氧量,也能使呼吸作用减弱,有利于种子和粮食的保存。如在密闭的粮堆中,抽出空气,充入氮气,可延长大米的贮藏期,保持大米的新鲜度。例如含水量为 14%的粳米,在 27~30 ℃的温度下贮藏,在空气中的呼吸速率是 9.7 mgCO_2·kg^{-1}·d^{-1},但在充氮条件下贮藏时,呼吸速率是 2.64 mgCO_2·kg^{-1}·d^{-1}。

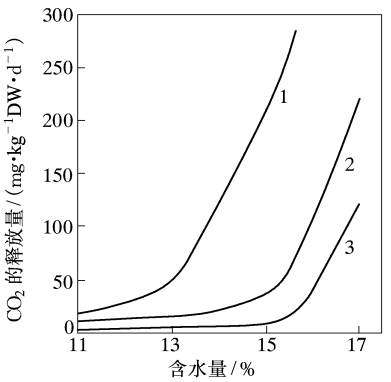


图 5-11　谷粒或种子的含水量对呼吸速率的影响
1. 亚麻　2. 玉米　3. 小麦

三、呼吸作用与果蔬贮藏

果蔬是含水量很高的农产品,果蔬的安全贮藏的主要任务一是保质,二是保鲜,延缓果蔬成熟和衰老,延长贮存期。如果果蔬干燥,会失去新鲜状态,呼吸反而增强,果蔬可采用遮光、降低温度和氧气浓度,并保持一定空气湿度的措施进行贮藏。

某些果实(苹果、梨、香蕉和番茄等)成熟到一定程度,都伴随有呼吸高峰的出现,果实呼吸高峰期又称为果实的呼吸跃变期。处于呼吸跃变期的果实,其呼吸速率比呼吸跃变期之前的呼吸平稳期的呼吸速率高出 5 倍以上。果实的呼吸跃变,是果实从成熟转向衰老的转折点,呼吸跃变的出现与温度关系很大。例如苹果在 22.5 ℃的温度下贮藏,呼吸高峰出现早而且明显;在 10 ℃的温度下贮藏,则呼吸高峰不太明显,且到来较晚;在 2.5 ℃的温度下贮藏,则看不出呼吸高峰的出现。因此适当的低温可以降低呼吸速率,减少有机物质的消耗,延缓果实的成熟和衰老,推迟

呼吸跃变期的到来,并降低呼吸高峰的强度。果实贮藏的温度也不能过低,温度变化不能太大,尽可能保持温度的相对稳定。不同的果实贮藏温度不尽相同,例如苹果、梨的最适贮藏温度是0～1 ℃,柑橘 2～3 ℃,香蕉 12～13 ℃,土豆 2～3 ℃,红薯 12～14 ℃。荔枝不耐贮藏,在 0～1 ℃温度下,也只能贮存 10～20 d。

果实贮藏期间,还要保持一定湿度,以免因蒸腾失水过多引起呼吸作用增强,以致降低果实的营养品质和风味。保持库房的一定湿度,是保持果实新鲜度所必需的,一般维持库房 80%～90%的相对湿度较为适宜。

调节库房的气体成分,即减少含氧量,增加二氧化碳浓度或充入氮气,也能有效地抑制呼吸,延缓果实的成熟和衰老,延长贮存时间。例如番茄在12～14℃的温度下,氧浓度降低到3%,

表5-6　果品的气调贮藏条件及其使用效果

种类及品种	温度范围/℃	对低氧和高二氧化碳的耐受度		气调条件		效果
		氧/%	二氧化碳/%	氧/%	二氧化碳/%	
苹果:元帅	0～5	2	2	2～3	1～2	极好
大珊瑚	0～5	2	3	2～3	1～2	极好
科特兰	0～5	2	5	2～3	1～2	极好
杏	0～5	2	2	2～3	2～3	尚好
甜樱桃	0～5	3	7	3～10	10～12	良好
无花果	0～5	—	20	5	15	良好
猕猴桃	0～5	—	8	2	5	极好
油　桃	0～5	2	5	1～2	5	良好
桃	0～5	2	—	1～2	5	良好
洋梨:波司克	0～5	2	1	2～3	0～1	极好
巴　梨	0～5	2	5	2～3	0～1	极好
李	0～5	2	20	1～2	0～5	良好
草　莓	0～5	2	20	10	15～20	极好
油梨:福莫特	5～13	3	5	2～5	3～10	良好
卢　拉	5～13	3	14	2～5	3～10	良好
柠　檬	10～15	5	—	5	0～5	良好
棵　檬	10～15	5	—	5	0～10	良好
油橄榄	8～12	3	7	2～5	5～10	尚好
甜　橙	5～10	5	—	10	5	尚好
芒　果	10～15	—	5	5	5	尚好
番木瓜	10～15	3	5	5	10	尚好
凤　梨	10～15	—	—	5	10	尚好
香　蕉	12～15	—	5	2～5	2～5	极好
柿	0～5	3	5	3～5	5～8	尚好

引自萧浪涛,王三根

CO_2 增加到6%,贮藏33 d后检查,仍有84.5%的果实保持绿色,14.7%的果实为半红,只有0.8%的果实为全红。但在相同温度条件下的空气中贮存,则全红的果实是85%,半红的14.2%,仍保持绿色的只有一个,占0.3%。香蕉在氧含量10%的条件下,可延迟呼吸高峰的出现;在10%的 O_2 加5%的 CO_2 的气体中贮存,呼吸高峰出现更迟;在10%的 O_2 加10%的 CO_2 中,完全不出现呼吸高峰。在一定的温度下,不同的果实对贮藏气体中 O_2 和 CO_2 浓度的要求(如表5-6),各有一个最低和最高限额,超过这个限额,会引起无氧呼吸,使果实变质,达不到安全贮藏的效果。

四、呼吸作用与鲜切花保鲜

为了调节市场,花卉要进行较短期贮藏。花卉的耐贮性因植物品种不同而有差异,有时贮藏几天,有时可贮藏几个月,在贮藏期间,只要根据植物的特定要求调节贮藏环境条件,就可保持切花的优良品质。

用于贮藏的切花,必须健康,无机械损伤,无病虫害感染。贮藏期间的温度控制非常重要,一定要降至最适贮温,以减缓切花的衰老过程,延长贮存期。切花采后在置于冷库之前,冷库应先冷却到最适温度。当切花入库后,应迅速把温度降至最适范围。植物呼吸会产生大量热量,切花采后要迅速预冷,快速除去带来的田间热。大部分切花贮藏在接近0 ℃温度下,贮后的花可自然发育。起源于热带的切花要求7~15 ℃的贮藏温度,低于这一范围易引起低温伤害。

因切花组织中含有大量水分,如贮藏环境干燥,则失水很快,影响切花质量,空气相对湿度要维持在90%~95%。

小 结

呼吸作用是高等植物代谢的中心环节,与植物的生命活动关系密切。生活细胞通过呼吸作用将物质不断分解,为植物体内的各种生命活动提供所需能量和合成重要有机物质的原料,同时还可增强植物的抗病力。呼吸作用是植物体内代谢的枢纽。

呼吸作用根据是否需氧,分为有氧呼吸和无氧呼吸两种类型。在正常情况下,有氧呼吸是高等植物进行呼吸的主要形式,但在缺氧条件和特殊组织中植物可进行无氧呼吸,以维持代谢的进行。

呼吸代谢可通过多条途径进行,其多样性是植物长期进化中形成的一种对多变环境的适应性表现。EMP-TCA循环是植物体内有机物质氧化分解的主要途径,而PPP等途径在呼吸代谢中也占有重要地位。

呼吸底物彻底氧化,最终释放 CO_2 和产生水,同时将底物中的能量转化成ATP形式的活跃活化能。EMP-TCA循环中只有 CO_2 和少量ATP形成,而绝大部分能量还贮存于NADH和 $FADH_2$ 中。这些物质经过呼吸链上的电子传递和氧化磷酸化作用,将部分能量贮存于ATP中,这是贮存呼吸释放的能量的主要形式。

植物呼吸代谢受内外多种因素的影响。呼吸作用影响着植物生命活动的进行,因而与作物栽培、育种和种子、果蔬、块根、块茎的贮藏及切花保鲜有着密切关系。人类可利用呼吸作用的相关知识,调整植物呼吸速率,使其更好地为生产服务。

重要概念

呼吸作用　有氧呼吸　无氧呼吸　糖酵解过程　活化　温度系数　三羧酸循环　生物氧化　安全含水量　呼吸底物　呼吸强度　呼吸商　呼吸链　呼吸作用的氧饱和点　无氧呼吸

复习思考题

1. 试述呼吸作用的生理意义。
2. PPP 途径有何生理意义?它与 TCA 途径有何异同点?
3. 呼吸作用与光合作用有何区别与联系?
4. 种子与果蔬贮藏条件有何不同?其生理依据是什么?
5. 陆生植物受涝往往受害的原因是什么?为什么夏季淹水比冬季危害更大?
6. 植物的呼吸作用与水分和矿质吸收有何关系?

主要参考文献

1. 王忠. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,2000
2. 李合生. 现代植物生理学. 北京:高等教育出版社,2002
3. 孟繁静. 植物生理学. 武汉:华中理工大学出版社,2000
4. 仓石晋. 植物ホルモン. 东京:东京大学出版会,1983
5. 周　. 植物生理学. 北京:中央广播电视大学出版社,1988
6. 李德全. 植物生理学. 北京:中国农业科学技术出版社,2004
7. 潘瑞炽. 植物生理学. 北京:高等教育出版社,2001
8. 梁作勤,田纪春. 植物生理学. 北京:北京农业大学出版社,1994

第六章　植物体内有机物质的运输与分配

教学目标要求

理论目标：

1　了解植物体内有机物质运输的研究方法和有机物质运输与外界条件的密切关系。

2　理解并掌握有机物质运输的形式、方向及度量，植物体内有机物质运输分配规律。

技能目标：

1　掌握植物体内有机物质运输分配途径、形式和度量的研究方法。

2　学会运用同化产物在植物体内的运输规律，分析解决生产实际问题，如施氮肥过量会引起小麦、水稻和棉花徒长的原因，分析小麦或水稻子粒空瘪的原因和防治措施。

植物体内有机物质的运输分配，适应了植物器官和组织间的分工，协调了生长发育，也决定了营养物质的流向和数量。搞清植物体内有机物质的运转分配规律，可以有目的地采取措施，减少无谓的消耗，增加营养物质向经济器官的分配，以达到增加作物产量和改善品质的目的。

第一节　有机物质的运输

一、有机物质运输的途径与形式

(一) 有机物质运输的途径

按照运输距离的远近，植物体内的有机物质运输可分为短距离运输与长距离运输。二者既相对独立又密切相关，前者为后者奠定基础，后者是前者的必然结果。

1　短距离运输

短距离运输是指在有机物质进入专门的输导组织之前，常常发生在细胞内及细胞间的运输，其距离一般只有几微米。

胞内运输主要是指通过扩散和原生质流动等形式在细胞内和细胞间进行的物质交换。

胞间运输是指通过质外体、共质体或交替途径等进行的细胞间物质运输。质外体是一个连

续的自由空间，没有原生质及其他屏障的阻挡，所以有机物质在其中运输速率很快，物质移动的动力完全是物理的；共质体运输主要是通过胞间连丝实现的，无机离子、糖类、氨基酸、蛋白质、内源激素和核酸等均可通过胞间连丝进行转移。在有机物质进行质外体或共质体运输的同时，大多数情况下是两条途径通过转移细胞交替进行。转移细胞又称运输细胞，是一种起转运过渡作用的特化细胞（如图 6-1），其细胞壁与质膜向内伸入细胞质中，形成许多皱褶，呈片层或类似囊泡，扩大了质膜的表面积，增加了溶质转运的面积，通过囊泡的运动可挤压胞内物质向外分泌到输导系统，许多植物的根、茎、叶和花序的维管束附近都存在着转移细胞。当质外体两端的扩散梯度平衡时，运输物质被质膜选择吸收进入原生质内部参与代谢活动，或在共质体内继续进行运输；当质外体的两端再度出现扩散梯度时，细胞内的溶质又可透过质膜进行质外体运输。这样，有机物质在胞内与胞间可以反复进行交替运输。

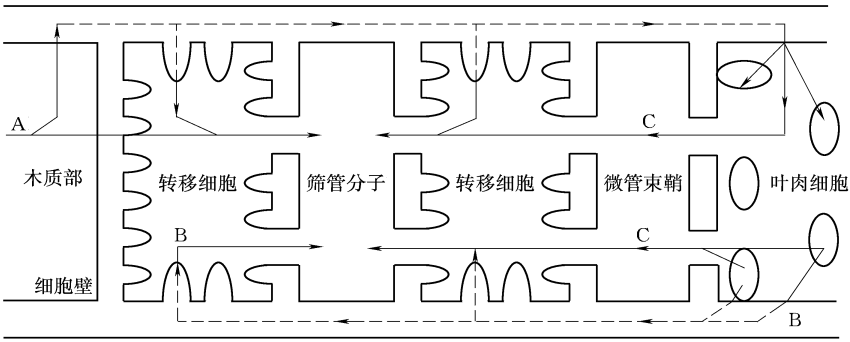


图 6-1　胞间运输途径示意图

实线箭头表示共质体途径，虚线箭头表示质外体途径

A　蒸腾流　B　同化产物在共质体、质外体交替运输　C　共质体运输

2　长距离运输

木质部和韧皮部是植物体内进行长距离运输的两条途径。实验证明，大量的有机物质，特别是光合同化产物的运输，几乎全部是由韧皮部的筛管完成的，韧皮部是植物体内有机物质运输的主要通道。这可通过环割实验或同位素示踪实验得以证明。

环割实验是研究物质运输的经典方法。环割是将木本植物的树干（枝）上的一圈树皮（韧皮部）剥去而保留树干（木质部）的一种处理方法（如图 6-2）。

经过一段时间，环割上部枝叶照常生长（因为根系吸收的水分、矿质等可沿导管正常向上输送），而环割的上端切口处会逐渐形成粗大的愈伤组织，有时形成瘤状物。这是因为植物光合作用的同化产物是经过韧皮部向下运输的，环割后同化产物运输受阻，在环割上端切口处积累，促进此处生长加强，组织增生。如果环割不宽（如 0.3～0.5 cm），过一些时候，愈伤组织可以使上下树皮再连接起来，恢复有机物质向下运输能力；如果环割较宽，上下树皮就不能连接，如果主干环割过宽，环割口的下端又无一定的枝叶，时间一久，根系就会死亡，“树怕剥皮”就是这个道理。

环割处理在实践中有多种应用。例如，对苹果、枣树等果树的旺长枝条进行适度环割，可使环割上方枝条积累糖分，提高 C/N 比值，促进花芽分化，提高坐果率，控制徒长。又如，在进行花

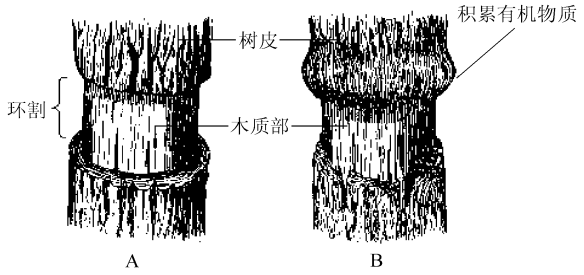


图 6-2　韧皮部环割实验示意图

A　开始环割的树干　B　环割后一段时间的树干

木的高空压条繁殖时，可在欲生根的枝条上环割，在环割处敷上湿土并用塑料纸包裹，由于此处理能使养分和生长素集中在切口上端，故利于发根。另外，在用改良半叶法测定双子叶植物的光合速率时，需在测定叶的下方进行环割处理（对单子叶植物可进行化学环割，即用三氯乙酸等蛋白质沉淀剂，涂叶枕下叶鞘以杀死韧皮细胞），防止叶中光合产物外运。

同位素示踪法是证明有机物质运输途径更准确的方法，用$^{14}CO_2$饲喂叶片，追踪光合产物的运输途径和方向，发现在叶柄或茎内含^{14}C的光合产物主要积累在韧皮部。

（二）有机物质运输的形式

韧皮部汁液化学组成和含量因植物的种类、发育阶段和生理生态环境等因素的变化而表现出很大的变异。一般来说，典型的韧皮部汁液样品其干物质含量占 10%～25%，其中糖类占 90%以上，而蔗糖又是糖类中的主要成分，因此蔗糖是光合产物运输的主要形式。糖类以蔗糖形式运输的优点是蔗糖具有很高的水溶性，适于在筛管中运输，蔗糖具有很高的稳定性，适于从源运到库。除蔗糖外，在某些植物（如南瓜、榆树）的韧皮部中的棉籽糖（三糖）、水苏糖（四糖）和毛蕊花糖（五糖）、在苹果和樱桃的韧皮部中发现的山梨醇糖也是糖类运输的形式，这些糖都是非还原糖。

韧皮部中有机含氮物运输的形式主要是氨基酸和肽类。氨基酸主要是天冬氨酸、谷氨酸、丝氨酸和天冬酰胺等，含量一般为 0.03%～0.5%。其他有机物质可能还有维生素、核苷酸、脂质、有机酸、某些内源激素和酶类等，还有磷酸盐、硫酸盐以及 K^+，Na^+，Mg^{2+}和 Cl^-等无机离子，其中 K^+含量最高，Cu，Fe 和 Mn 等移动性差的元素在筛管中含量很少。

二、有机物质运输的方向与度量

（一）有机物质运输的方向

绝大多数有机物质在韧皮部中的运输是非极性的，筛管液流既向下运输，又向上运输，运输方向往往随植物生长发育时期不同而变化。营养生长阶段，上部叶片的光合产物主要运往茎尖，下部叶片的主要运往根部，中部叶片的则既运往茎尖，又运往根部；到生殖生长阶段，营养生长明显减弱，光合产物主要运往花和果实，少数运往根部（如图 6-3）。

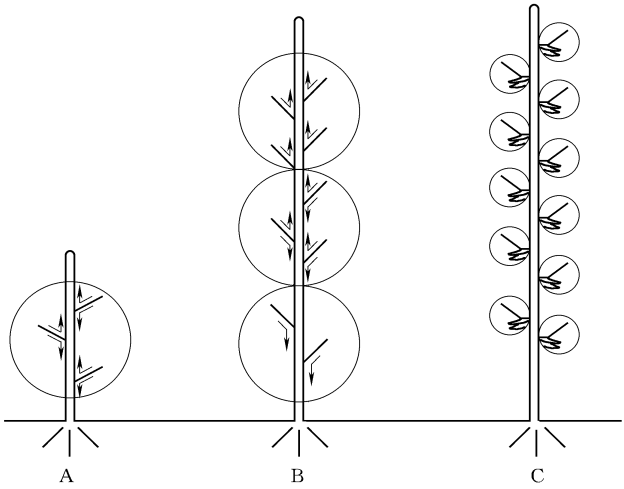


图 6-3　大豆不同发育阶段的同化产物运输的方向

箭头表示运输方向

A　三出叶阶段　B　茎生长和开花阶段　C　结实阶段，每片叶子主要供应腋内的果实

同化产物运输的基本方向是由源经过流到库。所谓源，又称代谢源，一般把制造或供应养料的组织、器官或部位称为源，绿色植物中，通常是指进行光合作用的功能叶片。库又称代谢库，是指利用、消耗或正在积累同化产物或其他养分的组织、器官或部位，如植物的生长点、发育中的幼叶、花、果实和种子等。流即同化产物的物质流，是指光合产物等从源到库的过程，包括连接源、库的输导组织的结构及其性能，如维管束的大小、连接方式、发育状况和运转能力等。在植物生长发育的一生中，源和库是相对的，是可以转化的（如图 6-4）。

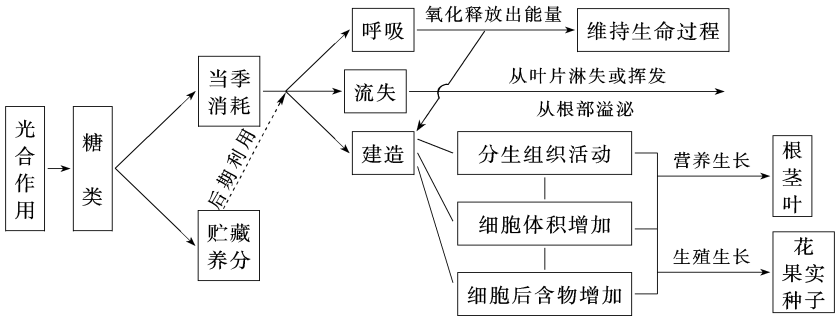


图 6-4　果树光合产物的来源与去向

例如，当发育中的叶片大小未达长成叶的 1/2 时，有机物质只输入不输出，此时该叶片为代谢库；当叶片长到 1/2～2/3 期间，有机物质既可输入也可输出，此期间该叶片同时具有源和库的作用；当叶片长达成叶的 2/3 以上时，有机物质只输出不输入，此时该叶片就完全成了代谢源。果实、种子形成时，它们是强大的库，吸引大量营养物质运入；当种子萌发时，种子又是源，子叶或胚乳内的营养物质运往幼苗的茎尖和根尖，供生长发育之用。源与库的转化意味着物质运输方向的变化。植物体内有许多库，各个库的强弱不同，库之间的竞争也影响筛管液流的方向。

有机物质在韧皮部除了进行纵向的单向或双向运输外，还可以在筛管间进行横向运输，但在一般情况下，横向运输很少，只有当纵向运输受阻时，横向运输才会加强，另外，有机物质的运输方向还与所运输的物质有关，少数物质（如生长素）在韧皮部中只能从形态学的上端向下端运输，即所谓极性运输。

（二）有机物质运输的度量

植物体内有机物质的运输快慢可用运输速率和运输率两个度量表示。

有机物质的运输速率，指的是被运输的物质在单位时间内所移动的距离，通常以 $cm \cdot h^{-1}$ 表示，大多数植物一般为 30～150 $cm \cdot h^{-1}$。不同种类植物或植物生长的不同阶段的运输速率不同，例如，同位素示踪法测得，大豆为 84～100 $cm \cdot h^{-1}$，甜菜为 85～100 $cm \cdot h^{-1}$，马铃薯为 20～50 $cm \cdot h^{-1}$，甘蔗约为 270 $cm \cdot h^{-1}$，柳树为 100 $cm \cdot h^{-1}$，南瓜幼龄时较快，约为 72 $cm \cdot h^{-1}$，老龄时则较慢，为 30～50 $cm \cdot h^{-1}$。

有机物质的运输率，指的是有机物质在单位时间内通过单位运输通道横截面积运输的数量，也称比集运量（SMT），通常用 $g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ 表示。

$$\text{运输率 (SMT)} = \frac{\text{单位时间内转移的物质量 } (g \cdot h^{-1})}{\text{运输通道的横截面积 } (cm^2)}$$

例如，马铃薯的某一块茎在 100 d 内长成的质量为 210 g，其中有机物质占 24%，而与该块茎相连的匍匐茎韧皮部断面为 0.0042 cm^2，则韧皮部有机物质运输率：

$$\text{运输率 (SMT)} = \frac{210 \times 24\%}{24 \times 100 \times 0.0042} g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1} = 5\ g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$$

上述结果是以韧皮部断面计算的。进一步分析，有机物质是通过筛管运输的，筛管横截面积仅为韧皮部的 1/5，所以筛管的有机物质运输率为 $5 \times 5\ g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1} = 25\ g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$。据计算，大多数植物的运输率为 1～13 $g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$，最高可达 200 $g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$。

阅读材料 6-1　有机物质运输的动力

关于同化产物运输的机制，在植物生理研究历史上，曾经提出过多种理论。目前，人们较普遍接受的是德国植物生理学家 Münch 于 1927 年提出的压力流动学说。这个学说的基本论点是：筛管内有机物质运输是由渗透作用产生的压力梯度推动的，是一个物理过程，筛管通道中存在着一个单向的呈密集流动的液流（集流），有机物质随液流的流动而运输。叶肉细胞光合作用产生的蔗糖和其他有机物质，经由共质体或质外体运输途径装入筛管，这个过程称为装载。蔗糖等装入筛管后，筛管内水势降低，从蒸腾流运上来的水分，沿着水势梯度，通过渗透作用进入筛管。渗透作用产生的压力推动水分及其中的溶质一起运往库区。蔗糖等到达库区后，即从筛管

卸出,供库细胞利用或贮藏。蔗糖卸出的结果是使筛管内水势升高,水分外流,可重新进入导管,继续在体内循环流动。这样,源端不断装载,库端不断卸出,筛管两端始终维持着压力差,使筛管内物质运输得以顺利进行(如图 6-5)。

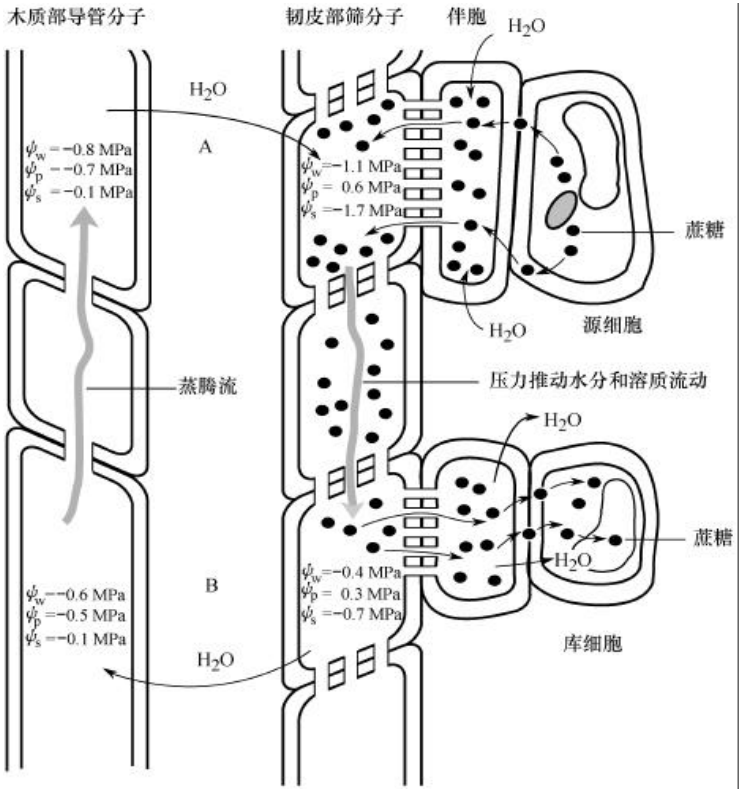


图 6-5　韧皮部内同化产物运输的压力流动学说

筛管分子主动装载源细胞的蔗糖和水分渗透进入,形成较高膨压(A),水分和溶质流到下端,筛管主动卸出蔗糖到库细胞,水分也流出,导致较低膨压(B)。水分随蒸腾流上升。水分因筛管主动装载而运到筛管(引自潘瑞炽,2004)

压力流动学说涉及的运输机制简练、明确、易懂,并为若干生理实验所支持。其一,韧皮部中确实存在着正压力,使其内汁液不断流动,筛管汁液自蚜虫吻针的溢泌现象(1 h 溢出液流的体积可超过被刺入筛管细胞容积的 10 万倍)就是证据。其二,用白蜡树干所做的实验表明,生长季节,随着树干距离地面高度的增加,韧皮部汁液中各种糖的浓度也在增加,但秋天落叶后,不存在随高度的浓度差。其三,某些微量活性物质,例如生长素,只有在输导组织两端存在糖浓度梯度时,才能和糖一起被运输。

但是,压力流动学说也对两个问题难以解释。其一,同一筛管中同时存在着物质的双向运输;其二,筛管不是中空的管道,而是充满胞间连丝或为胼胝质局部堵塞,液流通过筛孔时阻力相

当大，据估算总压力势需高达0.26 MPa才能驱使液流移动，这与植物体内的实际情况相差甚远。

后人对压力流动学说的补充，主要着眼于有机物质在流经筛管过程中的某些耗能过程。20世纪60年代，Thaine等提出了细胞质泵动学说，认为筛管分子内腔的细胞质呈几条长丝，形成胞纵连束，纵跨筛管分子，束内呈环状的蛋白质丝反复地有节奏地收缩与扩张，形成一种蠕动，把细胞质长距离泵走，糖分亦随之流动。不同的胞纵连束内物质的运输方向可以不同，所以成功地解释了筛管中物质的双向运输现象。同时，在筛管运输物质过程中，伴胞代谢活跃，不断向筛管提供ATP。在ATP的驱使下，K^+在伴胞和跨筛板之间进行快速循环，导致筛板两侧产生电位梯度，K^+从筛板一侧经筛孔移向带负电的另一侧时，也就带动了蔗糖分子的移动。上述理论认为物质在筛管中的运输过程中有一个消耗ATP的中间动力。

综上所述，有机物质运输的动力有两个方面：一是来自输导系统两端的压力势差，二是来自输导系统中间提供的动力。前者是有机物质运输的基本动力，后者是对前者的辅助与补充，二者相互配合，协同合作，共同推动着有机物质的运转。

第二节　有机物质的分配与调控

一、源－库单位

虽然同化产物运输的基本方向是由源到库，但是在植物体内有多个源器官和库器官，同化产物在源、库器官间的运输存在着时间和空间上的调节和分工。通常把一个源器官与直接接纳其输出同化产物的库器官及其间的输导组织所组成的供求单位称为源－库单位。如菜豆某一复叶的光合同化产物主要供给着生此叶的茎及其腋芽，则此功能叶与着生叶的茎及其腋芽组成一个源－库单位（如图6－6）；又如结果期的番茄植株，通常每隔三叶着生一果穗，此果穗及其下三叶便组成一个源－库单位（如图6－7）。必须指出，源－库单位概念是相对的，其组成不是固定不变的，它会随生长条件而变化，并可人为改变。例如，番茄通常是下部三叶向其上果穗输送光合同化产物，当把此果穗摘除后，这三叶制造的光合同化产物也可向其他果穗输送。源－库单位不仅在空间上有一定的分布，而且在一定的发育阶段也有变化，例如，成熟叶片在植株营养生长阶段主要向根和茎的分生组织供应营养，而当进入生殖生长阶段后，则主要向其生殖器官供应营养。源－库单位的可变性是整枝、摘心和疏果等栽培技术的生理基础。

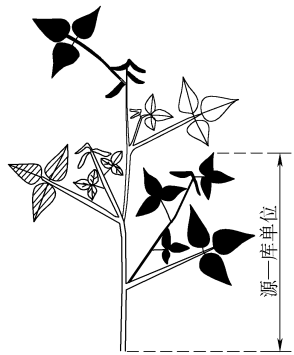


图6－6　菜豆的源－库单位模式图
（引自Tanaka和Fujita,1979）

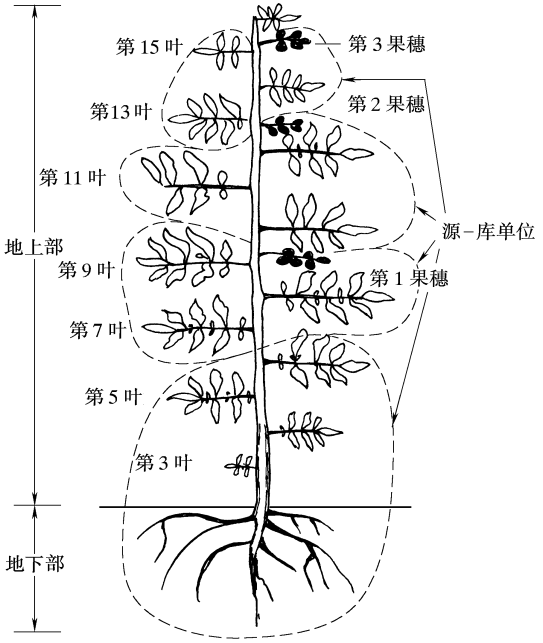


图 6-7　番茄的源－库单位模式图
(引自藤田耕之铺,1984)

二、有机物质的分配规律

(一) 有机物质在各器官间的分配规律

植物生长期间体内有机物质的分配是动态的,但有一定的规律。

1. 优先供应生长中心

生长中心是指植物生长旺盛的部位,或者说生长中心是主要的库。不同生育期生长中心不同,物质的分配也随之变化。在营养生长期,根端和茎端的生长点是主要的库,成熟叶片是主要的源,因此,同化产物的运输方向是从成熟叶片到根端或茎端的生长点。当植物由营养生长转变为生殖生长后,花、果实或种子逐渐成为主要的库,而同化产物运输的方向也从向根端和茎端运输转变为主要向花、果实和种子运输。

2. 就近运输

植物体内同化产物运输从数量上讲,随运输距离的加大而减少,即近库先分,远库后分。一般上部叶片同化产物主要供应茎端生长点和幼叶及其他上部的生长中心,下部叶片同化产物则以供应其下部器官和根系为主,中部叶片同时向上、下供应。例如,大豆的叶腋出现豆荚后,这个叶片的光合产物主要供给这个豆荚,如果该叶片受到损伤,则这个豆荚就容易脱落。果树、棉花的叶片与果实之间的关系也是如此。由于不同植物中果实所处的位置不同,所以对果实产量影

响最大的叶位也不一样。例如,小麦、水稻主要为旗叶,其次是倒二叶;玉米为果穗叶,其次为上部二、三叶;棉花、豆类为果实附近叶片。根据这一规律,生产上应注意保护花、果附近的叶片,保证果实发育得到更多的有机养料。

3 纵向同侧运输为主

同化产物的流动方向分为向基和向上两种,在茎中以叶柄为出发点,沿枝轴方向同侧上、下输导,主要供应同侧的花、果或根系。如向日葵等在花盘刚出现时,去掉一侧的叶片,则同侧的子粒就不会发育,这是因为输导组织主要为纵向分布,在一般情况下,同一方位叶的有机物质供给相同方位的花序和根系。果树也是如此,通过整形修剪、摘心等措施保证苹果、梨的营养枝和结果枝、桃的长枝和短枝、枣的枣头与枣股等不同枝组的合理分布与搭配,有助于维持树势平衡,提高产量和果实品质。

4 相对独立性

功能叶之间无同化产物供应关系。就不同叶龄来说,幼叶顶部光合机构先发育成熟,但产生光合产物往往较少,不向外运输,仍需要输入光合产物,供自身生长用。一旦叶片长成,合成大量的光合产物,就向外运输,此后不再接受外来同化产物的分配,直到最后衰老死亡。如给功能叶遮黑处理,功能叶也不会输入同化产物。

5 可以再分配利用

一般来说,运到库中的光合产物,在用于这个器官生长的同时,一部分能再分配到其他器官,或者说,植物某个阶段制造的有机养料可暂时贮存于某一部位或组织,在产品器官形成期,暂存的养料可以再"动员"或"征调"出来,重新利用。例如在植物叶片衰老时,叶片中的同化产物可以进行"撤退",转移到其他生长或贮藏组织中。

在生殖生长的植物中,营养体细胞的后含物会向生殖体细胞转移。例如小麦、水稻等禾本科植物,在抽穗前,把大量的有机养料暂存于茎和叶鞘中,抽穗后这些营养物质可以大部分重新调用,供应穗和子粒的发育。

阅读材料 6-2:多年生植物同化产物的周年分配

落叶果树等多年生落叶木本植物和球根或宿根花卉等植物,叶片光合作用产生的同化产物,一部分直接运到生长发育器官,用于结构物质形成和能量消耗,另一部分在叶片或其他器官中呈贮备形态,根据生长发育需要,再次转化运出,例如果树等木本植物,光合同化产物的周年运转分配大致可分为四个时期(如图 6-8)。

1 利用贮藏营养器官建造期

利用贮藏营养器官建造期分为前后两个时期。前期自芽萌动到新叶初展,主要包括新生根发生,叶芽萌发,新叶开展,花器成熟,开花和授粉受精等过程,几乎完全依赖前一年树体的贮藏养分,尤其以该器官附近的贮藏养分供应为主,器官发育好坏与贮藏养分的水平密切相关;后期是谢花之后,幼果着生,短梢展叶,长梢开始生长的一段时期,所需碳素等物质仍以贮藏物质为主,但新叶已开始进行光合作用,光合产物总量少,同化产物外运量很少或不运出,90%以上用于自身建造。树体中可利用态的贮藏糖类有 1/3 用于早春生长,消耗树体总干物重的 4%～5%,其中 75%用于呼吸消耗,很少一部分成为新生组织的结构物质。由于这段时期主要依靠贮藏营养供给生命活动的能量物质和部分结构物质,所以贮藏营养的多少决定这个阶段形成器官的品

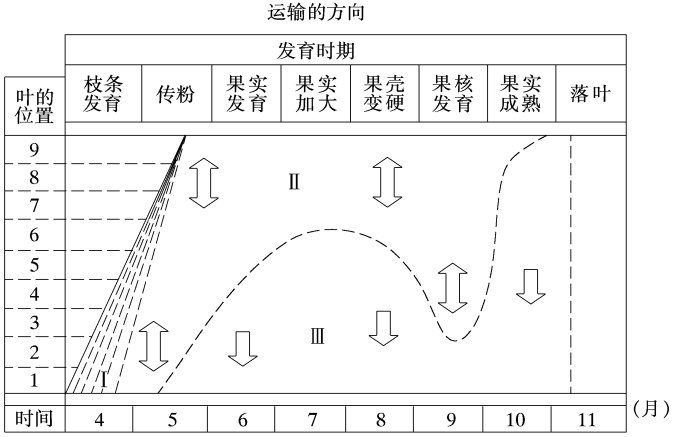


图 6-8　长山核桃叶不同季节光合产物运输方向

Ⅰ. 有同化作用,无输出　Ⅱ. 双向运输　Ⅲ. 向某部位运输

(引自 Davis 和 Sparks,1974)

质和以后阶段的稳定性。

2　当年同化产物的多器官竞争期

当年同化产物的多器官竞争期为新梢旺长和幼果第一速长期(胚乳建造期)。此期贮藏养分的可利用部分已基本耗尽,当年同化产物总量增多,同化产物的运输分配受到梢顶、根端和果实等多方面的竞争,即所谓多源竞争,功能大的叶向梢顶及其着生枝的同化产物输送量和向根的输送量均有较大增加,分别占总同化产量的 15%～30% 和 10%～20%,而同化部位碳素同化产物自留量仅占干物质的 50%～70%,较前期大为减少。负荷量尤其是该期种子对碳素同化产物的强吸收力影响着同化产物向各器官中的分配比例,它可从远距离(1～2 m)吸取营养。由于竞争力的差异所造成的同化产物向各器官运输分配比例的不同,形成了不同植株营养类型。不同树种、品种丰产、优质、稳产植株其同化产物在各器官中的分配均有一定比例。这一时期在技术上应保持器官功能稳定,避免刺激性措施,如大量肥水,而加剧竞争矛盾。

3　当年同化产物大量产生和均衡分配期

这一时期自新梢缓慢生长后开始,直到果实采收。该期绝大部分叶片已经成熟,新梢生长的消耗将近结束,并进入新梢充实期,新梢中部叶、短叶同化功能强,叶器官同化产物总量达到最高峰,并向各器官均衡分配。这种平衡主要表现在叶和枝之间、新梢顶端叶与中部叶之间、果肉与种子之间、皮层与木质部之间、各类短枝之间同化产物分配强弱差别最小,进入果实中的同化产物在种子与果肉间分配相近或果肉大于种子,同化产物向枝干和根系的输入量增加。但是负荷量对同化产物分配的比例和花芽分化影响较大,秋梢的生长强度和数量也是影响同化产物分配的因素之一。该期技术以保持叶片健康,增强功能为主。

4　营养物质贮备期

营养物质贮备期自果实采收后到落叶。由于叶片衰老和环境条件的变化(主要是温度下降),同化产物总量变少,该期同化产物的分配表现为集中向下运输的特点,向根部输送量占干物

质的 50%以上,而叶片自留量下降到 20%以下,向当年生枝的运输量也多在 20%以下。品种、树龄及修剪方式都影响同化产物分配比例,随着树龄的增大,向主轴运输量增加,向根部分配量减少 缓放修剪的根分配占有量高于短截处理的。就贮藏部位而言,越接近自然落叶期,贮存部位就越靠近上部器官,这与次年早春首先使用萌发部位附近的贮藏养分相适应。保护叶片,防止早衰,根外追肥,提高光合效能,早施基肥,增加速效肥,可显著增加贮藏营养,有利于植株第二年生长。

总之,年周期内碳素同化产物运输分配动态表现为局部调节,多源竞争,均势扩散和向下优势的顺序,其时间据束怀瑞等 (1982) 在山东泰安地区研究结果 :苹果成年结果树中同化产物的分配 3 月上旬到 5 月上旬为局部供应,5 月中旬至 6 月上旬为多器官竞争 (6 月落果) ,6 月中旬至 9 月中旬为均衡分配,9 月中旬至 11 月落叶前为向下集中分配。同化产物分配的比例关系又因树势、器官组成和产量负荷的差别而不同,丰产、稳产植株的分配特点为各部位同化产物占有量保持一定的协调比例,因此,分期控制各源的强弱和协调器官组成是丰产的重要手段,因势控根和合理调节果量是稳产、丰产的基本措施。使两极的竞争势在一定程度内具有一定差别,前期上大下小,中期上下近似,后期上小下大,根梢旺长期要有一定的间隔时期,是优质器官建造和均匀分布的根本保证。

(二) 影响有机物质分配的因素

同化产物在植物体内的分配和积累受源的供应力、库的竞争力、源与库间的运输能力等因素的综合影响。

1. 源的供应能力

源的供应能力就是指该器官或部位的同化产物能否输出以及输出多少的能力,凡是同化产物较少,同时本身生长又需要时,同化产物不但不输出,反而要输入 (如幼叶) ;当同化产物形成较多而超过自身需要时,便有可能外运,同化产物越多,输出的潜力就越大。

2. 库的竞争能力

竞争能力常与需要程度一致,在同一植株中有时会出现多个生长中心,同化产物的运输分配方向和比例就决定于各部分的竞争能力 (即各器官或组织的相对库力) 的大小,一般表现为强库多分,弱库少分。只有竞争能力 (即需要程度) 强的部分,才能分配到较多的同化产物。例如,果树一般表现为 :果实 + 种子 > 梢尖 + 幼叶 > 成长叶 > 形成层 > 根,在有些情况下果实和梢尖、幼叶两者顺序可能会颠倒。当同化产物比较缺乏时,强库能从弱库中抽调有机物质。果树营养过盛,植物发生徒长,引起落花、落果,其原因就在这里。

3. 运输能力

同化产物的分配不仅要看同化产物的供应能力和需求程度,而且要看同化产物在源、库之间的运输能力。所谓运输能力,在较大程度上受输出与输入部位间输导系统的联系直接还是间接、运输组织的通畅程度和距离远近等因素影响。一般来说,输导系统直接联系比间接联系分配同化产物多。

总之,有机物质的运输分配决定于供应能力、竞争能力和运输能力三个因素的综合作用。一般来说,某一部分的同化产物优先满足自身需要,有结余时才外运。同化产物的分配则优先分配给附近的竞争能力大的部分 若有几个部分竞争能力相差不大,则以就近供应为主 若距离相差

不大,则以竞争能力大的部分为主;若距离远近和竞争能力大小都不相同,则依两者综合影响的大小而定。

三、有机物质的运输分配与作物产量和品质

(一) 有机物质运输分配与作物产量

构成作物经济产量的物质有三个方面的来源:一是当时功能叶制造的光合产物输入的,二是某些经济器官(如果实、穗)自身合成的,三是其他器官贮存物质的再利用。其中功能叶制造的光合产物是经济产量的主要来源,作物产量的90%以上由光合产物构成,所以有机物质尽量多地向产品器官运输分配是获得作物高产的关键和基础。

根据源库关系,从作物品种特性角度分析,影响作物产量形成的因素有三种类型:

1. 源限制型

这种类型的品种特点是源小而库大,源的供应能力是限制作物产量提高的主要因素。源的供应能力满足不了库的需要,结实率低,空壳率高,种子不饱满。

2. 库限制型

这种类型的品种特点是库小而源大,库的接纳能力是限制作物产量提高的主要因素。源的供应能力超过了库的要求,结实率高且饱满,但由于果实、种子数量少或库容小,所以产量不高。

3. 源库互作型

此类型的品种,产量由源、库协同调节,可塑性大。只要栽培措施得当,容易获得较高的产量。

在长期的生产实践中,人们根据有机物质运输分配的原理,创造了许多获得高产的生产措施。

① 选用经济系数高的品种　经济系数即经济产量占生物产量的比例,经济系数高也就是产品器官(库)占的比例大,其关系可用下式表示:

$$\text{经济系数}=\frac{\text{收获的经济器官的产量}}{\text{全株生物产量}}=\frac{\text{库}}{\text{源}+\text{库}}$$

源的供应能力、库的竞争能力和输导系统的运输能力决定了光合性能中经济系数的高低。作物育种中,由低产野生态到高产育种,主要目标是通过改善影响光合作用的条件提高作物的生物产量,这类品种的经济系数一般在0.3左右;通过改善株型结构,由高产品种选育超高产品种,如矮秆、抗倒伏的玉米、小麦和水稻品种,经济系数可高达0.5,即使在生物产量不提高的情况下,作物的经济产量仍可大幅度提高。

② 果树环剥　有经验的果农常在苹果、枣树等果树开花期对枝条进行环剥,或破坏主干上的一些树皮(枣树开甲),其目的是截断有机物质下运的韧皮部通道,使光合产物集中运向花、果,有利于坐果或果实膨大。

③ 禾谷作物带穗收割垛存　小麦、玉米等作物正常成熟时,茎、叶中贮存的有机物质可大部分重新调运至果实或子粒中,但当不成熟收割时,有机物质往往来不及转运。北方农民晚秋为了

早腾茬种麦，常在早霜来临之前将玉米连秆带穗收割，竖立成垛，茎、叶中贮存的有机物质可继续向子粒转移，这称为“蹲棵”，通常可增产 5%左右。小麦带秆收割，晾晒 2～3 d 后再脱粒，也可使茎秆的养分向子粒运转更彻底，千粒重增加 1～2 g，产量提高 3%～5%。

④ 薯类作物起垄栽培　研究温度对有机物质运转分配的影响表明，有机物质运输的最适温度一般在 20～30 ℃之间，温度除影响运输速率外，还会影响运输方向。当土温大于气温时，光合产物运向根部的比例较大，当气温高于土温时，则有利于光合产物向顶端运输。生产上甘薯、马铃薯起垄栽培，除了适应它们抗旱怕涝的特点外，对块根、块茎的膨大也有好处。起垄栽培白天接受阳光面积大，土温升高快，有利于有机物质向块根运输，夜晚则散热快，土温降低，有利于减弱呼吸作用，减少物质的消耗，总之，甘薯起垄栽培，在有机物质运输和积累上都非常有利。

⑤ 施用植物激素　植物激素如 IAA，GA 和 CTK 等能增强细胞、组织的呼吸作用和提高生长速率，所以，用激素处理过的部位，库力增强，能“吸引”更多的有机物质运来。例如，小麦根用 IAA 溶液处理，3 d 后喂给 $^{14}CO_2$，结果表明，处理植株根处的放射性强度比对照高出 40%～80%。将 1% IAA 羊毛脂涂在棉花茎端，再用 $^{14}CO_2$ 饲喂叶片，24 h 后测定发现，IAA 明显促进光合产物向茎端运输。目前，多种植物激素及生长调节剂已广泛地用在促进果实形成、防止落花落果和形成无籽果实等生产实践中。

(二) 有机物质运输分配与作物品质

有机物质的运输分配，不仅与作物的产量有关，而且对作物的品质影响也很大。在苹果、桃、梨和山楂等果树上，光照好的地区所产的果实色泽好，甜度高，其原因就是叶片制造的光合产物多，运向果实中的量大。在小麦、水稻和玉米等禾本科作物中，凡是成熟正常，植株贮存的养分向子粒运输分配彻底的植株都表现出子粒饱满，优质率高的优良特性。作为子粒品质最重要指标的子粒蛋白质含量，更是与氮化物向子粒的运转有关。据报道，子粒中的淀粉（形成产量）主要来自于子粒形成期的光合产物，而子粒中的蛋白质则主要来自开花前吸收并贮存于茎、叶中的氮素，其数量在小麦中约在 2/3 以上。生育后期土壤氮素不足时，来自贮存氮输出的比例更大。

对有机物质运输影响最大的营养元素主要有 N（前已介绍），P，K 和 B，因此这几种元素与作物的品质也都密切相关。P 能提高光合速率，形成较多的有机物质，也是蔗糖转变中不可缺少的元素，有机物质运输所需的 ATP，也与 P 有关，所以多施 P 肥子粒饱满，各项品质指标都会提高。K 能促进糖类的转变，形成淀粉，K 还能维持维管束两端压力势差的存在，有利于叶片有机物质的运输。B 能促进蔗糖的合成，提高可运态蔗糖所占比例，另一方面 B 能以硼酸的形式与游离态的糖结合，形成带负电荷的复合体，容易透过质膜。因此，在作物灌浆期叶面喷施 P，K 和 B 肥都利于光合产物输入子粒，起到增产优质的效果。

小　　结

韧皮部的运输是光合产物从成熟叶向生长或者贮藏组织的运动过程。植物体中同化产物的

重新分配也是通过韧皮部进行的。糖和其他有机物质在韧皮部主要是经由筛管分子组成的筛管运输到植物体的各部分。同化产物的运输是在筛管中以集流的方式进行的,目前被普遍接受的有关韧皮部运输机制的假说仍然是压力流动学说。一般而言,韧皮部运输的基本模式是从源到库。源是指生产同化产物以及向其他器官提供营养的器官,而库则是指消耗或贮藏同化产物的接纳器官。韧皮部中运输的主要溶质是糖类,蔗糖是最通常的运输形式。韧皮部汁液也含有其他分子如氨基酸、植物激素和无机物质等。同化产物在源端的装载和库端的卸出都存在质外体和共质体途径。源与库间的关系是相互依存的,源的同化产物输出依赖于库器官的形成和代谢,而库器官不仅从源器官获得同化产物,同时也对源器官的同化产物输出进行调节。同化产物还可以被植物再分配与再利用。

重要概念

转移细胞　运输速率　比集运量(SMT)　压力流动学说　代谢源　代谢库　源-库单位　生长中心

复习思考题

1　如何证明高等植物的同化产物长距离运输的通道是韧皮部?

2　维管束系统对植物的生命活动具有哪些功能?

3　如何理解蔗糖是高等植物体韧皮部光合同化产物运输的主要形式?

4　源、流、库相互间有什么关系?了解这种关系对指导农业生产有什么意义?

5　有机物质的分配与作物产量间的关系如何?举例说明怎样利用有机物质在植物体内的运输分配规律,增加农作物的经济产量?

6　对落叶果树等多年生木本植物而言,“春刻促芽,夏剥促成花,秋拉缓树势,冬剪调骨架”,该措施说明了哪些生理学原理?请简要说明。

7　环境因素对植物体内有机物质运输有什么影响?

8　植物激素如何调节有机物质的运输与分配?

9　试述有机物质分配的方向与规律。据此观点,试分析氮肥施用过量引起小麦空瘪粒增加的原因。

主要参考文献

1 王忠. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,2000
2 杨世杰. 植物生物学. 北京:科学出版社,2000
3 李合生. 现代植物生理学. 北京:高等教育出版社,2002
4 武维华. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,2000
5 束怀瑞. 果树栽培生理学. 北京:中国农业出版社,1993
6 周云龙. 植物生物学. 北京:高等教育出版社,1999
7 陈忠辉. 植物与植物生理. 北京:中国农业出版社,2001
8 张宪省,贺学礼. 植物学. 北京:中国农业出版社,2003
9 北京市农业学校. 植物与植物生理. 北京:中国农业出版社,1980
10 潘瑞炽. 植物生理学. 北京:高等教育出版社,2001
11 孟繁静,刘道宏,苏业瑜. 植物生理生化. 北京:中国农业出版社,1995
12 张曼夫. 生物化学. 北京:中国农业出版社,2002

第七章　植物生长物质

教学目标要求

理论目标：

1　了解五大类植物激素的主要生理作用。

2　理解五大类植物激素对植物生长发育的调控作用。

3　掌握各类植物生长调节剂在农业上的应用。

技能目标：

1　植物生长调节剂在农业生产上的应用。

2　各种植物生长调节剂的合理应用的技术要点。

植物生长物质是调节植物生长发育的微量有机物质，可将其分为两类：植物激素和植物生长调节剂。

植物激素是在植物体内合成的，通常从产生部位运到作用部位，对生长发育产生显著调节作用的微量有机物质。其特点是：① 内生的，是植物生命活动过程中正常的代谢产物；② 可移动的，由某些组织和器官产生后，可转移到体内其他部位起调控作用；③ 不是营养物质，但极低浓度就可对代谢起调节作用。到目前为止，国际公认的植物激素有五大类：生长素类（IAA）、赤霉素类（GA）、细胞分裂素类（CTK）、脱落酸（ABA）和乙烯（ETH）。

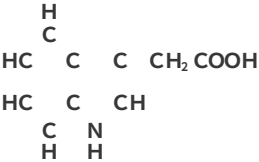
除了五大类植物激素外，近年来又陆续发现了一些对生长发育有调节作用的物质，如油菜素内酯、菊芋素、半支莲醛和月光花素等。此外，还有一些天然的生长抑制物质，如茉莉酸、对香豆酸、香草酸、咖啡酸和儿茶酸等。因这些物质仅为某些特殊植物所专有，所以还不能把它们列入植物激素。

植物生长调节剂是一些人工合成的（或从微生物中提取的）具有植物激素活性的物质。多年来，人们已经人工合成并筛选出多种植物生长调节剂，并已广泛应用于农业、林业和园艺生产中，如促进插条生根、保花保果、防止脱落、打破休眠、促进或抑制生长等。在现代农业生产中，植物生长调节剂与化肥、农药一起合称为农业生产中必需的三大法宝。

第一节 生长素类

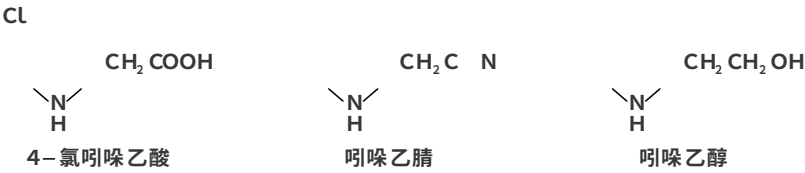
一、生长素的种类

生长素是最早被发现的植物激素。高等植物中普遍存在的吲哚乙酸(IAA)是从未成熟的玉米种子和麦芽中分离的,因其具促进生长的效应,习惯上将其称为生长素(IAA),其分子式为$C_{10}H_9O_2N$,相对分子质量为175.19,结构式为:



吲哚乙酸(IAA)

除IAA外,后来又继续在大麦、烟草及玉米等植物中发现了4-氯吲哚乙酸(4-Cl-IAA)、吲哚乙腈和吲哚乙醇等天然化合物都不同程度地具有类似于生长素的生理活性。现在人工合成了多种生长素类的植物生长调节剂,常用的有2,4,5-三氯苯氧乙酸(2,4,5-T)、吲哚丁酸(IBA)、吲熟酯(IZA)、α-萘乙酸(NAA)、甲苯氧乙酸(2,4-D)和吲哚丙酸(IPA)等。



4-氯吲哚乙酸

吲哚乙腈

吲哚乙醇

二、生长素的分布、运输与合成

(一) 分布

植物体内生长素含量很低,一般每克鲜重含10~100 ng。各器官中均有生长素分布,但一般多集中在生长旺盛的部位,如茎尖、根尖、形成层、正在展开的叶片、胚、幼嫩的果实和种子等,衰老的组织或器官中生长素的含量较少。

某些寄生和共生的微生物也可产生生长素,并对寄主的生长产生影响。如豆科植物的根瘤在形成过程中与根瘤菌产生的生长素有关,还有一些植物肿瘤的形成也与病原菌侵入后产生生长素有关。

(二) 运输

生长素在植物体内运输特点为极性运输。所谓极性运输就是指生长素只能从植物的形态学

上端向下端运输，而不受放置位置的影响。若把含生长素的琼脂块放在胚芽鞘的上端，不论重力方向如何，生长素都能从上端运往下端。反之，把含有生长素的琼脂块放在胚芽鞘下端，无论是顺重力方向还是逆重力方向，生长素都不能向上端运输（如图 7-1）。在根中生长素的运输也是相对性运输，即从根尖运往基部。非极性运输仅占很少的一部分，向上运输是一种单纯的扩散作用，其运输不受代谢的影响。

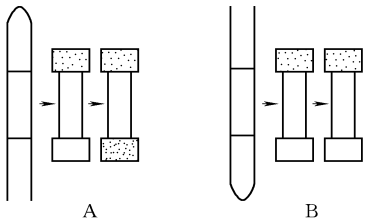


图 7-1　生长素的极性运输

A. 胚芽鞘形态学上端向上　B. 形态学下端向上

生长素的极性运输是一种主动运输过程，呼吸作用为其提供能量，因此，如果在缺氧、温度过高或过低时，都会严重地抑制生长素的极性运输。另外，一些抗生长素类化合物，如萘基邻氨甲酰苯甲酸等也能抑制生长素的极性运输。

生长素的运输在胚芽鞘内是经薄壁组织运输，在茎中是通过韧皮部，在叶片中通过叶脉运输。

（三）合成

生长素的生物合成的前体是色氨酸。由色氨酸转变为生长素的途径主要有两条：一条是吲哚丙酮酸途径，该途径从色氨酸氧化脱氨形成吲哚丙酮酸开始，再经脱羧形成吲哚乙醛，后者经过脱氢变成吲哚乙酸，本途径在高等植物中占优势；另一条途径是色氨酸脱羧形成色胺，再氧化转氨形成吲哚乙醛，最后形成吲哚乙酸，南瓜、大麦、烟草和番茄枝条中同时进行上述两条途径。另外，在十字花科植物中，色氨酸可转化为吲哚乙腈，然后在腈水解酶的作用下再转变成 IAA。锌是色氨酸合成酶的组分，缺锌时，导致由吲哚和丝氨酸结合而形成色氨酸的过程受阻，使色氨酸含量下降，从而影响 IAA 的合成（如图 7-2）。

植物体内的 IAA 有两种存在状态，一种是与细胞内的葡萄糖、氨基酸等结合，形成没有活性的束缚型生长素，另一种是没有与其他分子共价键结合的生长素，称为游离型生长素。束缚型生长素是生长素的一种贮藏形式，约占组织中生长素总量的 50%～90%。束缚型生长素在条件适宜时可水解成具生理活性的游离型生长素。植物体内具活性的生长素浓度一般都保持在最适范围内，对于多余的部分通过结合和降解进行自动调节，以保证植物正常的生长。

三、生长素的生理作用与应用

生长素的主要生理作用如图 7-3 所示。

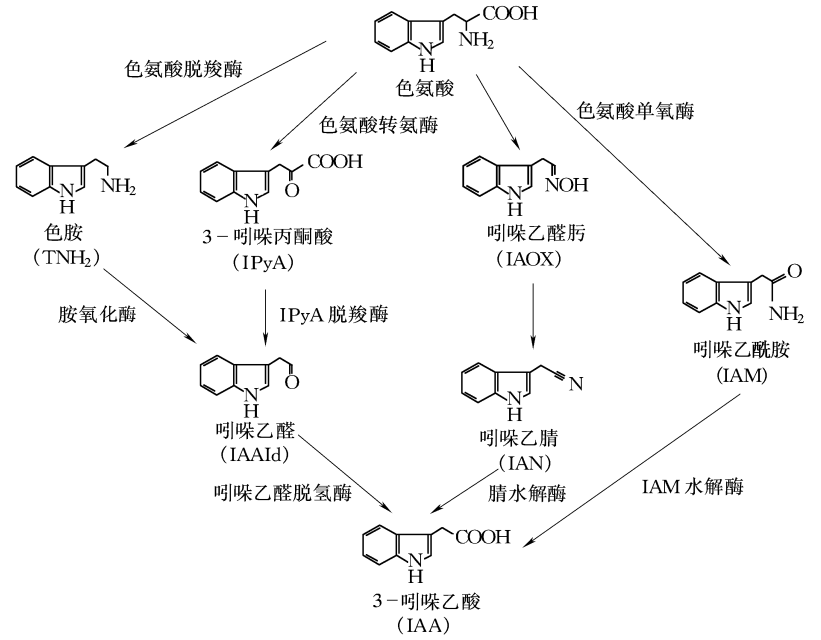
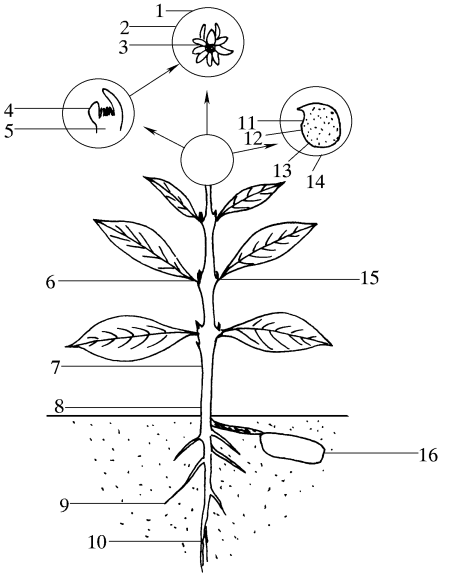


图 7-2 生长素的合成



促进：

1 增加雌花 . 单性结实

3 子房壁生长 4 细胞分裂

5 维管束分化 6 乙烯产生

7 形成层的活性 8 不定根形成

9 侧根形成 10 伸长生长

11 种子生长 12 果实生长

13 乙烯产生 14 坐果

抑制：

15 侧枝生长 16 块根形成

图 7-3 IAA 生理作用示意图

(一) 促进伸长生长

生长素促进细胞的伸长生长,在生长素处理茎切段和胚芽鞘切段时,促进伸长生长明显,主要原因是其促进了细胞的伸长。在一定浓度范围内,生长素对离体的根和芽的生长具有促进作用,生长素对生长的作用表现为三个特点:① 在较低浓度下可促进生长,而高浓度时则抑制生长;② 不同器官对生长素的敏感性不同,如根对生长素最敏感,其最适浓度大约为 10^{-10} mol·L^{-1},茎的反应最不敏感,芽的反应处于根与茎之间;③ 对离体器官和整株植物效应不同,对离体器官的生长具有明显的促进作用,对整株植物效果不十分明显(如图 7-4)。

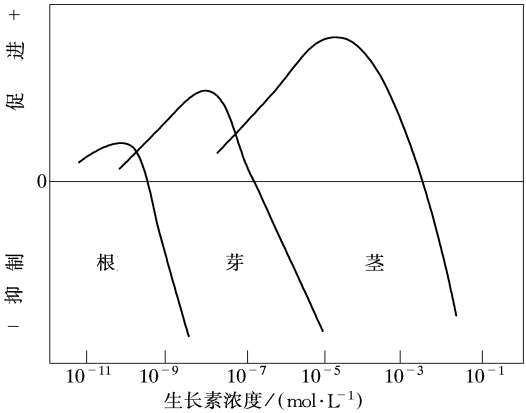


图 7-4　植物不同器官对生长素的反应

(二) 促进器官和组织的分化

生长素促进插条形成不定根的效果非常明显,其主要原因是生长素刺激插条切口处细胞的分生和分化,对根原基的形成起到诱导的作用。生长素类物质已广泛用于促进插条生根的无性繁殖,最常用的是萘乙酸和吲哚丁酸。

(三) 促进坐果及果实生长

受精后的雌蕊可产生大量的生长素,吸收营养器官的养分运到子房,形成果实。有些植物因开花后没有受精,很快便凋谢,但用生长素类物质处理后,即使不受精也可坐果,并对坐果后的膨大生长促进效果明显(如图 7-5)。因此生长素有促进果实生长的作用。

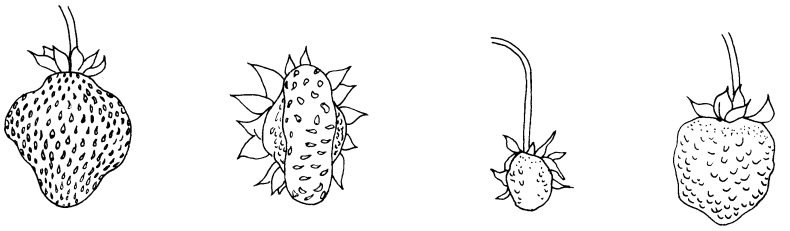


图 7-5　种子与草莓果托生长的关系

(四) 防止器官脱落

生长素能“征调”营养,延迟离层细胞的形成,因此生长素有防止脱落的作用。在生产上施用

10 mg/L 萘乙酸或 1 mg/L 2,4-D 可使棉花保蕾、保铃。

(五) 影响性别分化

生长素促进黄瓜的雌花分化。

(六) 疏花疏果

生长素还可用于疏花疏果,如雪花梨,在盛花期喷 40 mg·L^{-1} 萘乙酸钠,能有效地疏除花朵,节省大量劳力,并可以纠正大小年现象。

此外,生长素还有促进菠萝开花、维持顶端优势、抑制发芽和杀除杂草等多种生理作用。

第二节　赤霉素类

一、赤霉素的种类和化学结构

赤霉素是植物激素中种类最多的一种,它们都是以赤霉素烷为骨架的衍生物(如图 7-6)。到目前为止,在微生物和高等植物中已经发现的赤霉素类物质有 125 种,按被发现的顺序分别命名为 GA_1～GA_{125},其中 GA_3 称赤霉酸,是生物活性最高的一种。生产上常用的有 GA_3 和 GA_{4+7}(为 30% GA_4 和 70% GA_7 的混合物)。

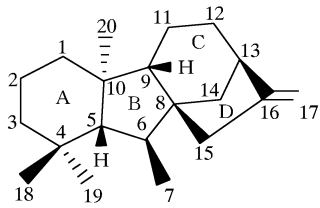


图 7-6　赤霉素烷的分子结构

二、赤霉素的分布、合成及运输

(一) 分布

在高等植物中,赤霉素普遍存在,几乎所有的组织和器官中都含有赤霉素,如种子、幼苗、子叶以及扩展的叶片中都有 GA,但不同部位含量不同,生长旺盛的部位分布多,如茎尖和根尖、正在生长的种子和果实。一般来说,生殖器官中所含的 GA 比营养器官中多。同一植物含有多种 GA,在植物不同的生长发育阶段 GA 的种类和含量也会发生变化。

(二) 运输

GA 在植物体内的运输属非极性运输,即可以双向运输。根合成的 GA 通过木质部向上运输,而芽和幼叶产生的 GA 是通过韧皮部向下运输,同时也可向上运输。种子萌发期间,胚内合成的 GA 运向胚乳。GA 的运输速率与光合产物的移动速率相同,约为 50～100 cm·h^{-1},不同植物运输速率差别很大。

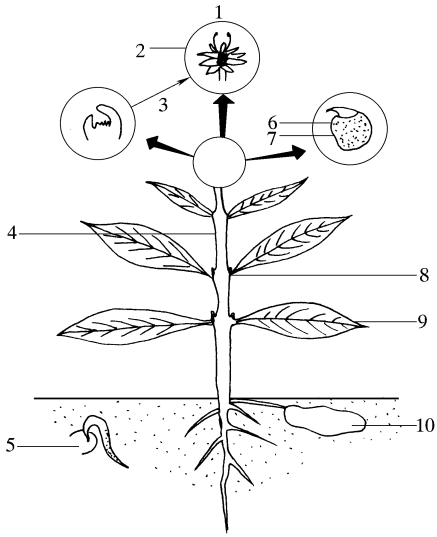
㈢ 生物合成

植物体内合成 GA 的部分是顶端幼嫩部分，如根尖和茎尖、营养芽和幼叶、正在生长中的种子和果实，其中正在发育的种子 GA 合成活跃。

植物体内也存在无生理活性的束缚型 GA，束缚型的 GA 主要有 GA－葡萄糖酯和 GA－葡萄糖苷等。束缚型的 GA 是 GA 的贮藏和运输形式，游离型与束缚型 GA 可互相转化。如在种子成熟时，游离型的 GA 不断转变成束缚型的 GA 而贮藏起来，而在种子萌发时，束缚型的 GA 又可转变成游离型的 GA 而发挥生物调节作用。

三、赤霉素的生理作用与应用

赤霉素的生理作用如图 7－7 所示。



促进：
1　增加雄花（瓜类）
2　单性结实
3　开花（某些植物）
4　茎的生长（伸长）
5　种子发芽
6　果实生长
7　坐果（某些植物）
抑制：
8　侧芽休眠
9　衰老
10　块茎形成

图 7－7　GA 生理作用示意图

㈠ 促进茎的伸长生长

赤霉素能刺激细胞分裂和伸长，即促进分生组织幼龄细胞分裂，促进成龄细胞生长，因而用 GA 处理植株后，可明显促进茎的伸长生长。GA 促进生长与 IAA 相比有以下几个特点：① 作用于整株；② 只使茎伸长，不增加节数，只对有居间分生组织的茎才增加节数；③不存在高浓度下的抑制作用，即使浓度很高，也表现很强的促进生长作用，只是浓度过高时，植物形态不正常。其原因在于 GA 促进生长的效应，与其促进生长素的合成并抑制其破坏有关。需要说明的是，GA 只促进遗传上矮化品种出现“高生型”，而对遗传上“高生型”品种作用轻微，如矮生豌豆和矮

生玉米使用 GA 可使其茎秆生长到正常高度。但 GA 对离体茎切段的伸长没有明显的促进作用。

(二) 诱导 α-淀粉酶的形成

禾谷类种子贮藏的物质主要是淀粉,种子萌发时胚中的 GA 扩散到糊粉层,在此诱导 α-淀粉酶形成,然后在 α-淀粉酶的作用下把淀粉水解为糖以供胚生长之需。无胚种子不能形成 α-淀粉酶,但外加 GA 可诱导无胚种子形成淀粉酶,这证明糊粉层是 GA 作用的"靶细胞"(如图 7-8)。

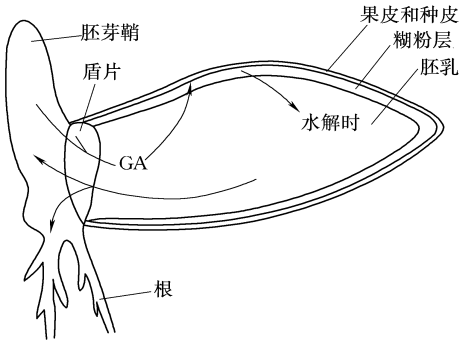


图 7-8　大麦种子萌发时赤霉素诱导水解酶生成和作用示意图

(三) 促进抽薹开花

未经春化的二年生植物(如萝卜、白菜和胡萝卜等)常只进行莲座状生长而不能抽薹开花,使用赤霉素处理后,即使不用一定时间的低温处理也会抽薹开花。对有些长日照下才能开花的植物,赤霉素也可以代替长日照的作用,使这些植物在短日照条件下开花。

(四) 诱导单性结实,提高坐果率

赤霉素和生长素一样,可以使未受精的子房膨大,发育成无籽果实,在梨、杏、草莓、番茄、辣椒和葡萄上施用赤霉素都能获得较好的效果。如巨峰葡萄花前 5～7 d 及花后 10 d 分别用 12.5 $mg \cdot L^{-1}$ 和 25 $mg \cdot L^{-1}$ 的 GA_3 浸蘸花序和果穗,无核率可达 96%～100%,且品质提高。

(五) 促进雄花分化

在雌雄异花的植物中,如黄瓜用 GA 处理植株,雄花明显增加,雌花却减少,这种效应与 IAA 和乙烯相反,由此可见雄花与雌花的比例与植株体内的 GA 的水平有一定的关系。

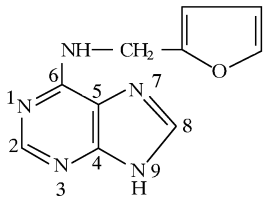
(六) 打破休眠

有些植物的种子在黑暗中不能发芽,如莴苣、烟草等需光种子。若用 GA 处理,即使在黑暗条件下也能发芽。对于不经低温处理就不能发芽的种子,用 GA 处理后往往促进发芽。紫苏、茄子、牛蒡、萝卜、油菜和芥菜等的种子,采收后正处于休眠状态,在自然条件下要打破休眠需要数日,但用 GA 处理后都能发芽。GA 处理休眠状态的马铃薯,也可促进其很快发芽,这样便可解决一年多作的问题。树木休眠的冬芽用 GA 处理,促进萌发效果明显。

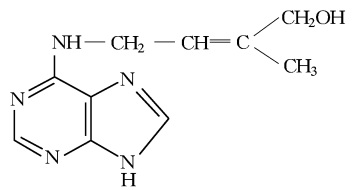
第三节　细胞分裂素类

一、细胞分裂素的种类

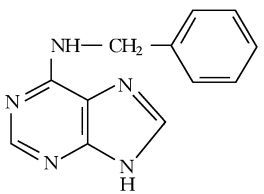
高等植物的细胞分裂与其体内广泛分布着能促进细胞分裂的物质是分不开的。现已在多种植物中鉴定出几十种细胞分裂素，1963 年从甜玉米未成熟种子中分离出了天然的细胞分裂素，命名为玉米素，这是高等植物中最常见的细胞分裂素之一。以后人工合成了多种生长素类的植物生长调节剂，如激动素（KT）、6－苄基腺嘌呤（6－BA）等（如图 7－9）。



激动素（KT）



玉米素



6－苄基腺嘌呤（6－BA）

图 7－9　各种细胞分裂素

二、细胞分裂素的分布、合成与运输

（一）分布

细胞分裂素广泛存在，特别是进行细胞分裂的部位，如根尖、茎尖、幼叶、未成熟的种子、萌发的种子和幼嫩的果实等，一般细胞分裂素的含量为 1～1000 $ng \cdot g^{-1}$ 植物干重，多数高等植物中的细胞分裂素为玉米素或玉米素核苷。

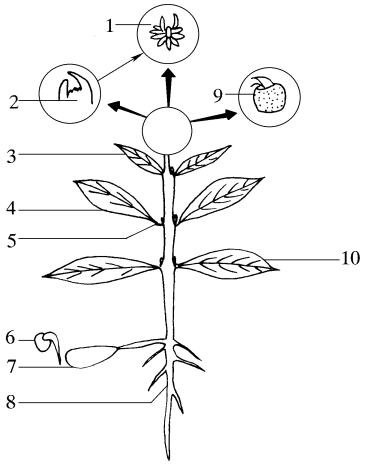
（二）合成与运输

细胞分裂素合成的部位主要是根尖，并经过木质部导管向地上部运输，无极性运输的现象。

在植物的伤流液中可检测到细胞分裂素。随着研究的不断深入，人们发现茎端、正在萌发的种子和发育中的果实也可能是细胞分裂素的合成部位，但合成的细胞分裂素基本不向外扩散。

三、细胞分裂素的生理作用与应用

细胞分裂素的生理作用如图 7-10 所示。



促进：
1 单性结实　2 细胞分裂
3 叶片扩大　4 气孔张开
5 侧芽生长　6 种子萌发
7 块茎形成　8 形成层活动
9 果实生长
偏上性生长，伤口愈合，
根瘤形成，某些植物坐果等
抑制：
10 叶片衰老（延缓）
不定根形成，侧根形成等

图 7-10　CTK 生理作用示意图

（一）促进细胞分裂

细胞分裂素主要作用是促进细胞分裂。细胞分裂包括核分裂和胞质分裂两个过程，生长素促进核的分裂，而细胞分裂素促进细胞质的分裂。当缺少 CTK 时，就会形成多核细胞。但细胞分裂素促进细胞分裂的效应只有在生长素存在的条件下才能表现出来。

（二）诱导芽的分化

诱导芽的分化是细胞分裂素重要生理效应之一，因此在组织培养时是培养基中的重要成分。当形成愈伤组织后再进一步分化出芽或根时，培养基中 CTK/IAA 的比值控制着分化的方向，当 CTK/IAA 的比值高时，愈伤组织形成芽；当 CTK/IAA 的比值低时，愈伤组织形成根；如两者的浓度相等，愈伤组织只生长不分化（如图 7-11）。

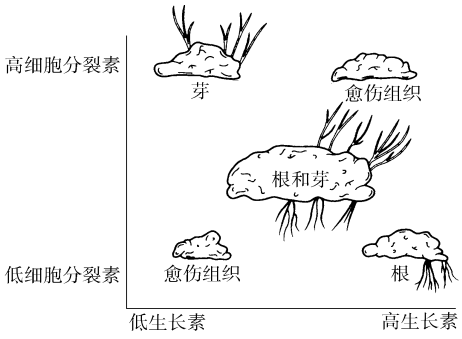


图 7-11　生长素与细胞分裂素的相对含量对植物生长发育的影响
（引自 Lack 和 Evans，2001）

㈢ 促进侧芽发育,消除顶端优势

在生长的植株中,CTK 可解除由生长素引起的顶端优势,促进侧芽的生长发育。如豌豆幼苗第一片真叶叶腋处的侧芽,大多都处于潜伏状态,用细胞分裂素处理便可转为生长状态,但对其上、下的潜伏芽不产生效应,这可能与细胞分裂素不易移动有关。

㈣ 延缓叶片衰老

离体叶片衰老的外观表现是叶绿素被破坏,叶片逐渐变黄。如将其放置于含细胞分裂素的溶液中,则其在很长时间内可保持绿色。若将细胞分裂素涂抹在叶片的局部,则叶片无涂抹处变黄衰老,但涂抹处仍保持绿色。细胞分裂素延缓衰老是因为它能延缓叶绿素和蛋白质的降解速率,同时还可以调动多种营养物质向着处理部位移动。

㈤ 促进气孔开放

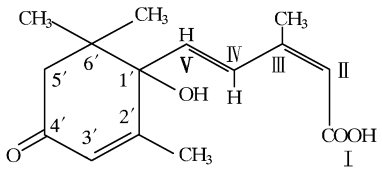
将叶子用细胞分裂素处理后,即使将叶子移至黑暗条件下,气孔仍然处于开放状态,因此使蒸腾速率加快,若无条件及时补充叶子内的水分,会导致叶片因失水过多而干枯。

㈥ 其他生理效应

细胞分裂素在促进细胞分裂的同时还可促进细胞扩大。用细胞分裂素处理马铃薯地下匍匐茎顶端,可刺激其膨大形成块茎。另外,细胞分裂素还可打破需光种子休眠,促进其萌发。

第四节　脱　落　酸

植物在它的生命周期中,如果生活条件不适宜,部分器官(如果实、叶片等)就会脱落;或者到了生长季节终了,叶子就会脱落,生长停止,进入休眠。在这些过程中,植物体内就会产生一类抑制植物生长发育的植物激素,即脱落酸(abscisic acid,简称 ABA)。其结构式如下:



一、脱落酸的分布、合成与运输

㈠ 分布

脱落酸最初是从棉花果实及槭树、桦树等分离出来的,现在知道脱落酸较广泛地分布在植物

界。在植物的叶、芽、果实、种子和块茎中均有脱落酸存在，休眠种子中的脱落酸抑制发芽。

脱落酸是植物体内存在的一种天然抑制剂，含量甚微，并且其含量随器官的发育和外界环境的变化而发生变化。在不良环境条件下，脱落酸的含量往往会上升，如有些植物的叶子在缺水条件下，脱落酸含量会大幅度上升。

（二）合成与运输

脱落酸的合成主要是在萎蔫的叶片和根冠，但在茎、花、果和种子中也能合成脱落酸。

脱落酸的合成可能有两条途径，一条是类萜途径，也称为 ABA 合成的直接途径。它是由甲瓦龙酸（MVA）经过法呢基焦磷酸（FPP），再经过一些中间过程最后形成脱落酸。以甲瓦龙酸为起始物质时，在短日照条件下有利于脱落酸的形成。合成脱落酸的另一条途径是紫黄质，其为类胡萝卜素的一种，它在光下可产生一种称为黄质醛的抑制剂，黄质醛再经代谢成为脱落酸。除此之外，其他类胡萝卜素也可经光解，最终形成脱落酸，该途径也称为脱落酸合成的间接途径，在高等植物中，这是脱落酸合成的主要途径（如图 7-12）。

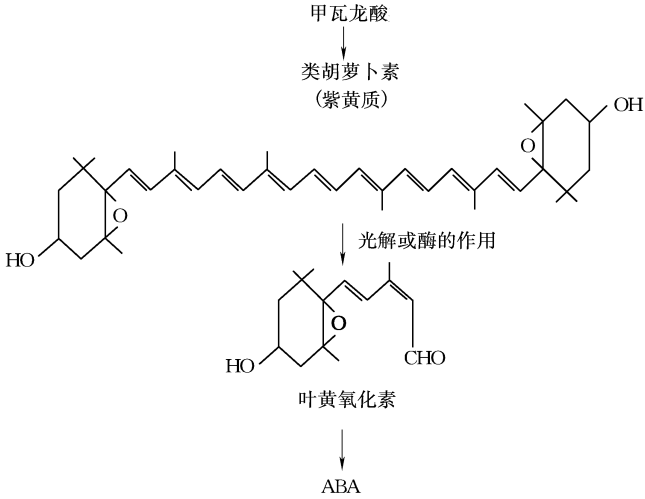
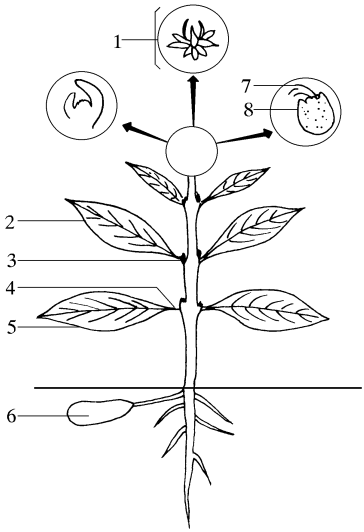


图 7-12　脱落酸合成的途径

脱落酸的运输不具极性，实验证明脱落酸的向基运输速率远远超过向顶运输。脱落酸主要是以游离型的形式在木质部中运输，但也有部分以脱落酸糖苷的形式运输，运输速率都比较快。

二、脱落酸的生理作用与应用

脱落酸的生理作用如图 7-13 所示。



促进：
1. 休眠
2. 气孔关闭
3. 侧芽休眠
4. 脱落
5. 衰老
6. 块茎形成与膨大
7. 脱落
8. 乙烯产生

光合产物运向发育着的种子，果实成熟等

抑制：

核酸和蛋白质的生物合成，种子萌发，IAA运输，植株生长等

图 7-13　ABA 生理作用示意图

(一) 促进离层的形成与脱落

用脱落酸处理离体的枝条或完整植株的叶柄，都能促进叶柄脱落，一般需要多次而长时间地处理。脱落酸的这种作用，可以用生长素、赤霉素或细胞分裂素来抵消，从而延迟脱落，所以生产上常用赤霉素等来防止花、果的脱落。

(二) 促进气孔关闭，降低蒸腾作用

脱落酸可调节气孔运动。叶片在水分胁迫下，其保卫细胞内脱落酸含量迅速增加，是正常水分条件下的 18 倍，促使气孔关闭。外施脱落酸也有同样的效果。脱落酸促使气孔关闭的原因是 ABA 使保卫细胞中 K^+ 外渗，造成保卫细胞的水势提高，引起失水所致。因此，脱落酸是植物体内调节蒸腾作用的激素。

(三) 促进休眠和脱落

用脱落酸处理正在生长的枝条，可使其停止生长和进入休眠。在秋季短日照条件下，有利于脱落酸的合成，所以多年生植物的芽进入休眠状态，以利越冬。许多植物种子的休眠也与脱落酸的存在有关，因此，这类种子必须通过层积处理使脱落酸含量下降后，才能正常萌发，如桃、蔷薇、红松和槭等。

促进器官脱落也是脱落酸的重要生理作用之一，研究证明叶片衰老和果实脱落与脱落酸含量增加有关，如棉铃脱落最多的时期与棉铃中脱落酸含量最高的时期是一致的。

(四) 抑制生长

脱落酸抑制植物细胞的分裂和伸长,在大多数情况下,对胚轴、根、茎、叶和侧芽等的生长都表现抑制作用。生长素使燕麦胚芽鞘弯曲或伸长的作用也可为脱落酸所抵消。

(五) 增强抗逆性

植物在干旱、水涝、高温、寒冷及盐渍等逆境条件下,体内的脱落酸含量迅速增加,可提高植物抗逆性,如 ABA 可诱导某些酶重新合成,从而提高植物的抗冷性、抗涝性和抗盐性等。

第五节 乙 烯

一、乙烯与乙烯发生剂

很久以前,我国果农就知道在室内燃烧一灶香能使才摘的果实加速成熟。以后许多工作也说明煤气、煤油炉气体等有促使果实成熟的作用,它们都含有乙烯。英国 Gane (1934) 首先证明乙烯是植物的天然产物。后来,气相色谱技术的应用,大大推动了乙烯的研究,从而发现乙烯具有天然内源激素的一切特性。1966 年,正式确定乙烯是一种植物激素。乙烯是植物激素中结构最简单的一种,属于不饱和烃,分子式为 C_2H_4,相对分子质量为 28.05,为无色气体,广泛存在于植物组织中。

生产上常用的是乙烯发生剂,如乙烯利 (CEP,即 2-氯乙基磷酸)、果宝素 (IZAA,又名吲熟酯、丰果乐等)。乙烯利在 pH4 以上可以分解放出乙烯,在 pH<3 的强酸性环境下稳定。

二、乙烯的分布、合成与运输

(一) 分布

乙烯广泛存在于植物的各组织和器官中,正在成熟的果实中含量最高。在跃变型果实中,临近跃变前和跃变高峰之间,乙烯释放量剧增,其释放量可达到 10 $nL \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$。逆境条件下,如干旱、水涝、低温、缺氧、机械损伤、病虫害、CO_2 和 SO_2 等化学物质,都可诱导产生乙烯,这种由逆境所诱导产生的乙烯称为逆境乙烯。

(二) 合成与运输

乙烯的生物合成前体为蛋氨酸 (甲硫氨酸 Met),其直接前体为 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC),其中间产物是腺苷蛋氨酸 (SAM) 和 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC)。植物的所有活细胞都能合成乙烯。

乙烯在植物体内的移动,是一种被动的扩散过程,乙烯一般在合成部位起作用。

三、乙烯的生理作用与应用

乙烯的生理作用如图 7-14 所示。

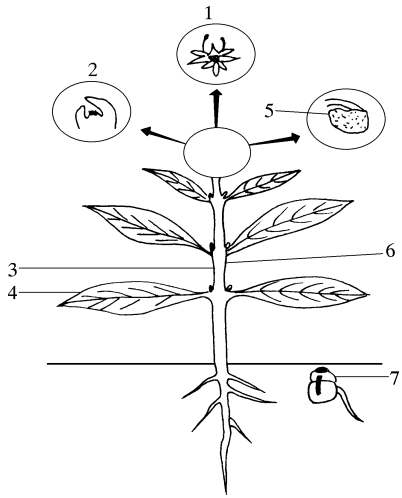


图 7-14　ETH 生理作用示意图

(一) 促进果实成熟

催熟是乙烯最主要和最显著的效应,当果实长到一定大小时,乙烯生物合成加速,促进果实成熟。乙烯促进果实成熟的原因可能是 增强质膜透性,提高水解酶活性,加速呼吸氧化分解,引起果肉有机物质的急剧变化,最后达到可食程度。因此,又称乙烯为果实催熟激素。对于未成熟的果实,用乙烯处理可促其成熟,乙烯催熟果实在生产上已被广泛应用。

(二) 改变生长习性

乙烯对根、茎伸长生长均有抑制作用。黄化豌豆苗用乙烯处理后,其上胚轴的伸长生长受到抑制,加粗生长加快及地上部横向生长 (失去负向地性) ,这就是植物对乙烯特有的"三重反应",可应用于乙烯的生物鉴定。乙烯促使茎横向生长是偏上生长的结果,即器官的上部生长速率快于下部,茎、叶柄的偏上生长,可使茎横生和叶下垂 (如图 7-15) 。

(三) 促进脱落

一定浓度的乙烯可促使花、果和叶的脱落,这是因为乙烯可促使纤维素酶合成,并控制将其由细胞内释放到细胞壁中,引起细胞壁分解,最终引起花、果或叶的脱落。

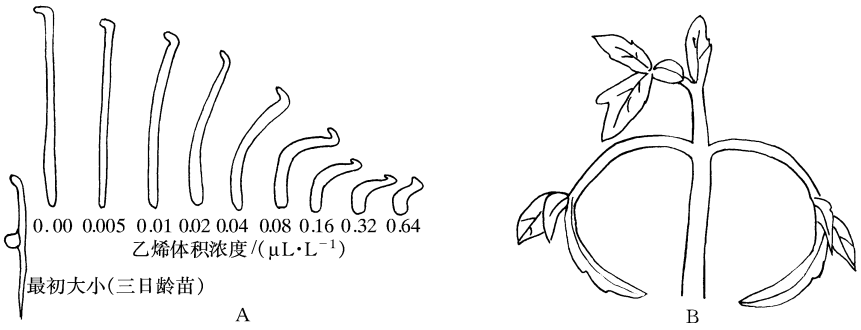


图 7-15　植物对乙烯的“三重反应”(A)和偏上生长(B)

A. 不同乙烯体积浓度下黄化豌豆幼苗生长的状态

B　用 10 μL·L⁻¹乙烯处理 4 h 后番茄苗的形态,由于叶柄上侧的细胞伸长大于下侧,使叶片下垂

(四) 促进开花和雌花分化

乙烯可促进菠萝开花,在开花前用 400～1000 μL·L⁻¹喷洒,可促进菠萝周年开花结果。乙烯还可促进黄瓜雌花分化,使雌花着生部位降低,雌花数增多。

此外,乙烯还具有促进次生物质分泌(如橡胶树乳胶)、打破种子休眠和促进萌发等生理效应。

第六节　植物激素间的相互作用

各种植物激素的主要合成和分布部位如图 7-16 所示。

一、激素间的相对含量对生理效应的影响

由于各器官中存在着数种激素,所以决定生理效应的不是某种激素的绝对量,而是各激素间的相对含量。

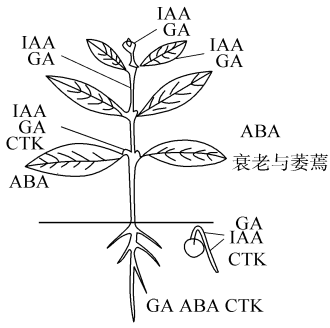


图 7-16　植物激素合成部位

(一) 对器官和组织分化的影响

在组织培养中生长素与细胞分裂素不同的比值影响根和芽的分化,只有两种激素适当配合,才能使其生根或分化出芽。大量实验证明,当细胞分裂素和生长素的比例高时,愈伤组织分化出芽;反之,有利于分化出根;两者比例处于中间水平时,愈伤组织只生长但不分化。

赤霉素与生长素的比例影响形成层的分化。当 GA/IAA 比值高时,有利于韧皮部分化;反之,

则有利于木质部分化。同时,两者的比值还控制着木质部和韧皮部内木质素和纤维素的合成。

(二) 对性别分化的影响

GA 可诱导黄瓜雄花的分化,但这种诱导可被 ABA 抑制。黄瓜茎端的 ABA 和 GA_4 含量与花芽性别分化有关,当 ABA/GA_4 比值较高时,有利于雌花分化 较低时,有利于雄花分化。

在自然情况下,植物根部和叶片中形成的激素间是平衡的,因此,雄性植株和雌性植株出现的比例基本是相同的。根系主要合成 CTK,叶片主要合成 GA,用雌雄异株的菠菜或大麻进行实验,去掉根系,叶片中合成的 GA 直接运至顶芽并促进其分化为雄花 ;当去掉叶片时,根内形成的 CTK 被运到顶芽促进了雌花分化。所以 GA/CTK 比值影响到雌雄异株植物的性别。

二、激素间的增效作用与对抗作用

植物激素间的相互作用,如图 7-17 所示。

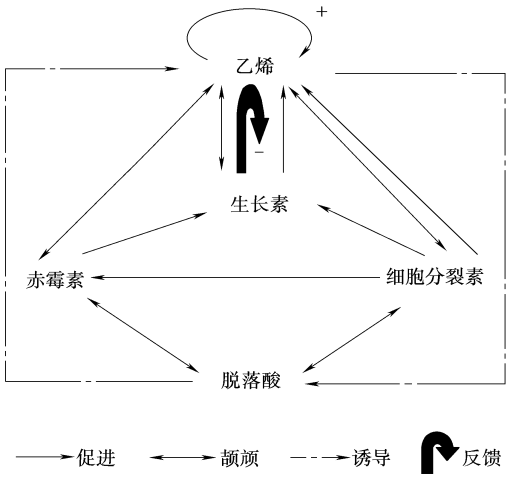


图 7-17　植物激素间的相互作用

(一) 增效作用

用 IAA 和 GA 处理去顶植株和离体芽鞘切段,比两种激素单独使用效果好,即表现出相互增效作用。IAA 促进细胞核的分裂,而 CTK 促进细胞质的分裂,两者共同作用,从而完成细胞的分裂过程。

(二) 对抗作用

ABA 与 IAA,CTK,GA 之间存在对抗作用。IAA,CTK 和 GA 促进生长的效应可被 ABA 所抑制,GA 诱导 α-淀粉酶的合成和对种子萌发的促进作用可被 ABA 所抵消,CTK 抑制叶绿

素、核酸和蛋白质的降解，从而抑制叶片衰老，而 ABA 则抑制核酸、蛋白质的合成并提高核酸酶的活性，促进了核酸的降解，使叶片衰老。ABA 与 CTK 还可调节气孔的开闭，这些都证明了 ABA 与三种激素间的对抗关系会影响到某些生理效应。

IAA 与 GA 也有对抗的一面，如 IAA 促进插条生根的效应可被 GA 所抑制。IAA 能抑制侧芽萌发，维持植株的顶端优势，而 CTK 却可消除顶端优势，促进侧芽萌发。

三、激素间的代谢与植物生长发育

GA 能促进蛋白质降解形成色氨酸，从而有利于 IAA 的形成，GA 还可抑制 IAA 氧化酶的活性，从而抑制 IAA 的氧化分解。因此，GA 可提高组织中的 IAA 含量。

较高浓度的生长素可促进乙烯的合成，但乙烯可促进生长素氧化酶的活性，从而抑制生长素的合成和极性运输。因此，在乙烯的作用下，生长素含量水平下降。从某种意义上来讲，植物的生长发育是通过乙烯与生长素的相互作用来实现的。

四、多种植物激素调节植物生长发育的顺序性

种子的发育过程伴随着各种内源激素水平的消长变化（如图 7－18）。对大多数植物的种子而言，CTK 水平在胚发育早期总是最高的，此时细胞分裂的速率也最高。当种子进入快速生长时期时，CTK 水平下降，同时 GA 和 IAA 水平上升，而此时 ABA 几乎检测不到。当胚发育开始进入后期，GA 和 IAA 水平开始下降，ABA 水平却开始上升。在成熟种子的体积和干重达到最大时，ABA 水平也达到顶峰。这表明，ABA 在胚成熟阶段发挥重要的生理作用，而 GA 和 IAA 则在胚和种子生长阶段发挥作用。果实的生长成熟过程也有类似的情况。

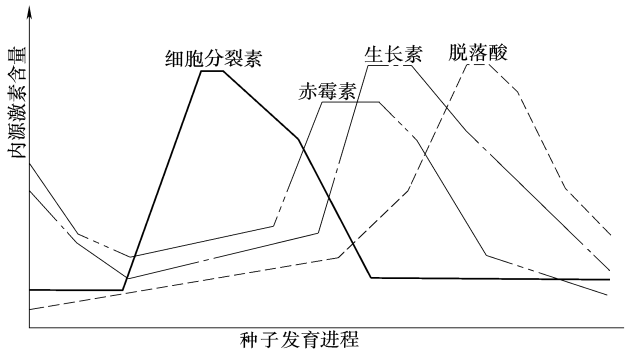


图 7－18　种子发育过程各类内源激素的动态变化

第七节　其他天然的植物生长物质

一、油菜素内酯

油菜素内酯 BR_1 是 20 世纪 70 年代从油菜的花粉中发现的一种新的生长物质，属甾醇内酯化合物。此后，从各种植物中发现了油菜素内酯及多种结构相似的化合物，这一类以甾醇为基本骨架具有生物活性的物质，统称为油菜素甾体类化合物（BR，BR_2）。

油菜素内酯及多种类似化合物已可人工合成，并开始在农业生产中试用，其主要生理效应如下：

1. 促进细胞伸长和分裂

用 BR_1 处理菜豆幼苗，可引起幼苗节间伸长弯曲，细胞分裂加快，节间膨大。

2. 促进植物营养生长

用一定浓度的 BR_1 处理蔬菜，莴苣可增产 30%，萝卜增产 15%，马铃薯增产 25%，菜豆和青椒增产可高达 35%。

3. 提高结实率，促进果实膨大生长

用 BR_1 处理小麦，可使结实率提高 10%以上。用 BR_1 处理葡萄，坐果率增加 156%，果实重量增加 140%。

4. 增强抗逆性

油菜素内酯可明显增强植物的抗冷性、抗旱性、抗盐性和抗病性。用 BR_1 处理茄子和黄瓜幼苗，其抗低温能力明显加强。用 BR_1 处理后提高植物抗逆性的原因是 BR_1 对细胞膜有一定的作用，所以将 BR_1 称为“逆境缓和激素”。

二、茉莉酸类

茉莉酸类（JA_s）是广泛存在于植物体内的一类化合物，现已发现了 30 多种，其代表化合物有茉莉酸（JA）和茉莉酸甲酯。茉莉酸在被子植物中分布普遍，通常在茎端、根尖、嫩叶及幼嫩果实中含量较高。JA_s的运输可在韧皮部中进行，也可在细胞间隙进行。

茉莉酸及其甲酯已人工合成，并在农业生产上试用。其主要生理效应如下：

1. 抑制生长和萌发

JA 可抑制莴苣下胚轴和根的生长及 GA_3 对其伸长的诱导作用，JA 可抑制离体黄瓜子叶鲜重增加和叶绿素的形成，还可抑制种子和花粉的萌发。

2. 促进衰老

JA 可促进某些植物叶片离层的产生，叶绿素的降解，叶黄化，叶变形及加快衰老进程。

3. 增强抗性

用 JA 处理水稻幼苗，可引起气孔关闭，因而增强水稻幼苗抗旱能力，增强抗冷性。

茉莉酸与 ABA 结构有相似之处，其生理效应也有许多相似的地方。但是 JA 与 ABA 也有不同之处。JA_s类物质的生理效应非常广泛，包括促进、抑制和诱导等多个方面。

三、多胺类

多胺（PA）是一类脂肪族含氮碱，在高等植物中普遍存在，其含量在不同的植物间和同一植物不同器官间差异很大，一般细胞分裂最旺盛的部位是多胺合成最活跃的部位，其含量也比较高。多胺的生理效应是多方面的，主要是：

1. 促进生长

多胺能促进植物生长，例如，休眠菊芋的块茎是不进行细胞分裂的，但若在培养基中加 10～100 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 的多胺，块茎细胞能进行分裂和生长，并能诱导形成层和维管组织的分化。

2. 调节光形态建成

短日植物苍耳的叶片在接受连续暗期处理后，结合态多胺尤其是精胺含量升高，草莓在花诱导阶段植物顶端开始累积多胺，在第一花芽出现前达到高峰。在烟草组培时加入一定量的亚精胺，营养芽可诱导出花芽。

3. 延缓衰老

叶片的衰老表现是叶绿素被破坏，叶片变黄，但用多胺处理后能延缓叶片衰老进程。

4. 增强抗性

高等植物体内的多胺代谢对逆境条件十分敏感，干旱、高盐、高渗、大气污染和 pH 变化等胁迫条件，都可引起多胺在植物体内的累积，这有助于植物抗性的增强。

第八节 植物生长抑制物质

植物生长抑制物质是一类天然的或人工合成的，在极低质量浓度下（10^{-5} $mg \cdot L^{-1}$ 以下）对植物生长有抑制作用的化学物质，根据抑制方式的不同，可分为植物生长抑制剂和植物生长延缓剂两类。植物生长抑制剂作用于植物茎的顶端，对顶端分生组织具有强烈破坏作用，突出特点是外施 GA 不能逆转这种抑制效应。天然生长抑制剂有 ABA、肉桂酸、香豆素、水杨酸、绿原酸、咖啡酸和茉莉酸等。人工合成的生长抑制剂有三碘苯甲酸、整形素等。植物生长延缓剂不抑制顶端部分生长，但延缓茎部亚顶端分生组织生长，节间缩短，叶数和节数不变，株型紧凑、矮小，生殖器官不受影响或影响不大，外施赤霉素可逆转其效应，如 CCC，B_9 和 PP_{333} 等。

一、生长抑制剂

生长抑制剂能抑制顶端分生组织细胞的生长和分化，但可促进侧枝的分化和生长，因此使茎顶端优势受破坏，外施生长素可以逆转这种抑制效应，而外施赤霉素则无效。

1. 三碘苯甲酸（TIBA）

三碘苯甲酸可阻止生长素运输，抑制顶端分生组织细胞分裂，消除顶端优势，促进侧芽萌发，抑制生长，使植株矮化。在大豆开花期喷施 125 mg·L^{-1} TIBA 溶液，可增加结荚数和粒数，增产效果明显。

2　整形素

整形素能抑制顶端分生组织细胞分裂和伸长、茎伸长和腋芽滋生，使植株矮化，呈灌木状，常用来塑造木本盆景。

3　青鲜素

青鲜素也称马来酰肼（MH），化学名称是顺丁烯二酸酰肼，其作用与 IAA 相反，因其结构与 RNA 的组成成分尿嘧啶非常相似，MH 进入植物体内可代替尿嘧啶的位置，但不能起代谢作用，因而破坏了 RNA 的生物合成，从而抑制了生长。MH 可用于控制烟草侧芽生长、抑制鳞茎和块根在贮藏中发芽。据报告 MH 可引起实验动物的染色体畸变，应该慎用。

二、生长延缓剂

1　PP_{333}

PP_{333} 又名氯丁唑，俗称多效唑，是 20 世纪 70 年代推出的新型高效生长延缓剂，其生理作用主要是阻碍 GA 的生物合成，同时加速体内生长素的分解，从而减缓细胞的分裂与伸长，使茎秆粗壮，叶色变绿。PP_{333} 广泛用于果树、蔬菜和大田作物，可使植株根系发达，植株矮化，茎秆粗壮，并可以促进分枝，增穗增粒，增强抗逆性等，另外还用于海桐、黄杨等绿篱植物的化学修剪。

2　矮壮素

矮壮素又名 CCC，化学名称为 2－氯乙基三甲基氯化铵。CCC 可抑制 GA 的生物合成过程，它与赤霉素作用相反，可以使节间缩短，植株变矮，茎变粗，叶色加深。CCC 可用于防止小麦等作物的倒伏，防止棉花徒长，减少蕾、铃脱落，增强作物抗寒、抗旱及抗盐碱能力。

3　Pix

Pix 俗称缩节胺、助壮素和皮克斯等。化学名称为 1,1－二甲基哌啶？氯化物，其作用与 CCC 相似，主要用于控制棉花徒长，使节间缩短，减少花、铃脱落。

4　B_9

B_9 又称阿拉。B_9 可抑制赤霉素的生物合成，抑制果树顶端分生组织的细胞分裂，使枝条生长缓慢，抑制新梢萌发，因而可代替人工整枝。同时，B_9 有利于花、芽分化，增加开花数和坐果率。

阅读材料 7－1　除草剂

一、除草剂的类型

（一）按作用方式分类

1　选择性除草剂

选择性除草剂是指有选择地杀死田间杂草，而不伤害作物的一类除草剂。例如，敌稗能杀死稗草，而不伤害禾苗；2,4－D 和 2－甲－4 氯可杀死阔叶杂草及莎草科杂草，而不伤害禾谷类作物；

西玛津能杀死玉米地里的杂草,而不伤害玉米。

2 灭生性除草剂

灭生性除草剂也称非选择性除草剂,用这类除草剂除草时,草、苗不分,都被杀死,例如五氯酚钠、亚砷酸钠等。一般多用于消灭路旁、河边及森林防火带地区的杂草。

(二) 按杀草方式分类

1 内吸性除草剂

内吸性除草剂可被植物吸入体内,随蒸腾流或韧皮部集流传到各部位,可"斩草除根",杀草较缓慢。2,4-D、西玛津、敌草隆及朴草净等都属这类。

2 触杀性除草剂

触杀性除草剂指不能在体内传导移动,与之接触的部分受伤害,起局部杀伤作用的除草剂。这类药剂药效快,几小时内即可见效,宜喷布。例如敌稗、五氯酚钠及除草醚等。

二、除草剂的作用机制

(一) 破坏植物的呼吸作用过程

毒草丹、莠去津等可抑制线粒体氧化 α-酮戊二酸和琥珀酸,敌草隆可影响细胞色素的氧化还原过程,五氯酚钠影响呼吸链中氧化磷酸化作用,使之不产生 ATP 等,使呼吸停止或不能产生能量。

(二) 破坏光合作用的正常进行

敌草隆、西玛津及敌稗等能抑制环式光合磷酸化作用、NADP 的还原及 CO_2 的固定等过程,破坏光合作用的正常进行,使杂草饥饿而死。

(三) 影响核酸和蛋白质的正常合成

2,4-D 和 2-甲-4 氯可促进植物体内核酸和蛋白质的合成,使细胞过度分裂和伸长,组织因过度生长而畸形。这种畸形组织可阻塞韧皮部输导组织,使物质运输受阻而致死。

(四) 破坏植物体内水分代谢

敌稗可以破坏稗草叶片细胞的透性,使透性加大,失水加快,致使稗草失水过多而凋萎死亡。

第九节 植物生长调节剂的使用原理与技术

一、影响植物生长调节剂使用效果的因素

植物生长调节剂对植物的生长发育有多方面的效应,但在实际应用时,有时效果好,有时效果不稳定,甚至有反作用,这是因为有很多因素影响生长调节剂的作用。这些因素可归纳为三方面:一是影响植物内源激素平衡的因素,二是影响药剂吸收和进入后的运转代谢的因子,三是使用技术。

(一) 影响植物体内源激素平衡的因素

1. 种和品种

如苹果矮化砧含抑制物较乔化砧多,短枝型苹果含 GA 少,ETH 多。

2. 砧木

不同的砧木、接穗组合,影响内源激素水平。

3. 器官的发育阶段、状态和器官间相互量的关系

幼叶含 GA 较多,老叶含 ABA 多,两者的相对数量影响植株或枝条的激素水平。

4. 环境条件

⑴ 温度　如吲哚乙酸形成以 20～30 ℃最适宜,过高或过低均受影响。

⑵ 光照　紫外光可使 IAA 钝化或衰老,短日照下 IAA 含量下降;紫外光可诱导苹果果皮产生 ETH,促进着红色。

⑶ 风　适宜的风造成的摇摆,类似物理方法摇摆植株,可使植株茎短缩,植株矮小,与 ETH 作用类似。

⑷ 逆境　在干旱条件下,植物体内 ABA 和 ETH 含量都增加,而 IAA 含量下降;淹水使植物体内 ETH 和 ABA 含量增加而 CTK 含量下降。

5. 农业措施

⑴ 肥料　施肥可改变营养的分配,改变激素的平衡关系。如 N 可增加植物体内 CTK,GA 和 IAA 的含量,P 影响 CTK 的含量,Zn 影响 IAA 的形成等。

⑵ 水分　水过多或过少影响 ABA 的含量,水也影响矿质营养的吸收和光合作用,对激素平衡产生间接影响。

⑶ 整形修剪　改变枝条姿势、角度同时改变了激素平衡。如直立枝条 IAA 含量高,下垂枝含量少,水平枝居中。

(二) 影响生长调节剂吸收、运转和代谢的因素

1. 生长调节剂的吸收

叶龄加大,蜡密度加大,影响药液进入;叶下表面比上表面吸收药剂多;光促进叶的吸收;在一定限度内,随温度升高,叶的吸收量增加。

2. 生长调节剂的运输和代谢

一般来说,低浓度即有效,但在植物外部施用时,要用相当高的浓度,这是因为不同树种、品种对调节剂反应不同,从而使药剂进入树体后,产生运转和代谢的差异。

(三) 应用技术

应用技术包括药剂浓度、施用次数、使用剂量、施用时期和方法等方面。

二、植物生长调节剂的合理应用

在实践中合理地应用植物生长调节剂,顺利解决生产中的问题,是一个不容易掌握的难题。

这是由于生产中有着某些相似的生理效应,又有着各自独特的作用方式;即使是同一种调节剂,也会因其使用浓度、部位、方法和时期不同,而产生不同甚至相反的效果。因此,在实际应用中,除了熟悉各种调节剂的基本知识和性能外,还需要掌握生长调节剂的应用策略。

(一) 分析生产问题的实质

要正确分析生产问题的实质,首先要了解作物的生长发育规律,运用植物生理学、生物化学和植物解剖学等知识,并结合现场考察,才有可能判断出问题的本质,有针对性地提出合理的措施。

(二) 拟定解决问题的方案

1. 选择合适的生长调节剂

从实际出发,根据调节剂的性质和作用选择合适种类,选择效果显著,药害低,使用方便,价格便宜,残效期短以及人、畜安全等的生长调节剂。但是每种调节剂虽有其独特的效应,但常常不全面,有局限性。因此在生产中常采取与其他调节剂混合使用的方式,以达到取长补短、更完善地发挥它们的调节作用的效果。如乙烯利可以矮化玉米株高,促进根系发育,抗倒伏,但副作用是果穗发育受到明显的抑制,但若与 BR 混合喷施于雌穗小花分化末期的玉米植株,则不仅保留了乙烯利的优点,同时促进了玉米果穗的发育,减少秃尖。植物生长调节剂混合使用是当前应用的新方向之一。

2. 决定施用时期

实际应用生长调节剂时,根据待解决问题的发生时间提早喷施,以达到最佳效果。

3. 确定处理部位

根据问题的实质确定处理部位,如用 2,4-D 防止落花落果,应将药液涂抹于花朵上,以抑制花柄中离层的形成,如果用药液处理幼叶,就会造成伤害。又如用 NAA 或乙烯利刺激菠萝开花,一般直接将药液灌入筒状心叶中,以刺激花序分化,而不是全株喷洒或土壤浇灌。

4. 选择施用方式

根据所选择的调节剂进入植物体的最佳途径,来选择合适的施用方式。如一般喷施的 PP_{333} 主要通过根部吸收进入植物体,可以选择将 PP_{333} 施入土壤中。

5. 拟定施用浓度和次数

施用药剂的浓度和次数是生产上应用成败的关键之一。

(三) 进行预备试验

作物的种类、品种、所处的土壤和气候环境等均会影响调节剂的效果。此外,同一调节剂因生产厂家、批号及存放时间不同而存在差异,因此,即使所拟订方案非常合理详尽,在大规模应用前还必须进行小规模或局部的预备试验。通常先以方案中设定药液处理 3~4 株供试植株,3~5 天后观察,若无烧伤和其他异常现象,即可用于大田,至少保证不会大规模地减产。至于在大田试验能否达到预期效果,也不是预备试验可以保证的。

(四) 配合其他栽培耕作措施

植物生长调节剂是对植物生长发育的某个环节进行调节的微量化合物,它不能代替肥料、农

药及其他栽培措施而起作用。要使调节剂获得理想的效果，一定要其他措施的配合。如 NAA 和 IBA 处理插条后，苗床内要保持一定的温度，才能使插条顺利生根。又如，2，4－D 处理番茄可防止落花落果，但是如果不配合整枝、施肥，果实虽多但瘦小，产量和价值均不高。

阅读材料 7－2　植物生长调节剂在农业上的应用

目前，植物生长调节剂已在农业生产上得到广泛应用（如表 7－1）。

表 7－1　植物激素和生长调节剂在农业上的应用

目　的	药　剂	对　象	使用方法及效果
促进结实	2，4－D	番茄、茄子、	局部喷施，10～15 mg·L^{-1}，防止落果，产生无籽果实
	GA	西瓜、葡萄	花期喷施，10～20 mg·L^{-1}，果粒增大
插条生根	NAA	熟锦黄杨	粉剂，1000 mg·L^{-1}
		桑、茶	50～100 mg·L^{-1}，浸基部 12～24 h
		甘薯	粉剂，500 mg·L^{-1}，定植前蘸根
		甘薯	水剂，50 mg·L^{-1}，浸基部 12～24 h
延长休眠	NAA 甲酯	马铃薯块茎	0.4%～1%粉剂
破除休眠	GA	马铃薯块茎	0.5～1 mg·L^{-1}，浸泡 10 min
		桃种子	100～200 mg·L^{-1}，浸 24 h
疏花疏果	NAA 钠盐	鸭梨	局部喷施，40 mg·L^{-1}
	GA	梨	240～480 mg·L^{-1}，盛花、末花期喷施
		苹果	250 mg·L^{-1}，盛花前 20 d，10 d 各喷一次
保花保果	NAA	棉花	10 mg·L^{-1}，开花盛期
	GA	棉花	20～100 mg·L^{-1}，开花盛期
	6－BA	柑橘	400 mg·L^{-1}，处理幼果
	2，4－D	番茄	10～20 mg·L^{-1}，开花后 1～2 d 浸花 1 s
		辣椒	20～25 mg·L^{-1}，毛笔点花
保鲜、保绿、耐贮藏	2，4－D	萝卜、胡萝卜	100 mg·L^{-1} 采收前 20 d 喷
	6－BA	莴苣、甘蓝	200 mg·L^{-1}，浸渍
促进开花	2，4－D	菠萝	5～10 mg·L^{-1}，50 mL·$株^{-1}$，营养生长成熟后，从株心灌
	NAA	菠萝	15～20 mg·L^{-1}，50 mL·$株^{-1}$，营养生长成熟后，从株心灌
	乙烯利	菠萝	400～1000 mg·L^{-1}，溶液喷洒
	GA	胡萝卜、甘蓝	100～200 μg·$株^{-1}$
促进雌花发育	乙烯利	黄瓜、南瓜	1～4 叶期喷液，100～200 mg·L^{-1}
促进雄花发育	GA	黄瓜	2～4 叶期喷液，50～1500 mg·L^{-1}
促进营养生长	GA	芹菜	50～100 mg·L^{-1}，采前 10～15 d 喷施
增加产量	GA	菠菜、莴苣	10～30 mg·L^{-1}，喷施
		甘蔗	200 mg·L^{-1}，收获前 3 个月喷施
		茶	1000 mg·L^{-1}，芽、叶刚伸展时喷
果实催熟	乙烯利	香蕉	1000 mg·L^{-1}，浸果一下
		柿子	500 mg·L^{-1}，浸果 0.5～1 min

续表

目 的	药 剂	对 象	使用方法及效果
		番茄	1000 mg·L^{-1},浸果一下
		棉花	800～1200 mg·L^{-1},喷液
促进橡胶分泌乳汁	乙烯利	橡胶树	涂于树干割线下,8%溶液
杀除杂草	2,4—D,丁酯	双子叶植物,如荠菜等	1000 mg·L^{-1},喷幼苗
植株矮化	TIBA	大豆	125 mg·L^{-1},开花喷施
	CCC	小麦、玉米	3000 mg·L^{-1},喷施
		棉花	10～50 mg·L^{-1},喷施
	B_9	花生	500～1000 mg·L^{-1},始花后 30 d喷施
	PP_{333}	花生	250～300 mg·L^{-1},始花后 25～30 d喷施
		水稻秧苗	250～300 mg·L^{-1},一叶一心期喷施
		油菜	100～200 mg·L^{-1},二叶一心期喷施
		菊花	30 mg·L^{-1},土施
		大豆	200～250 mg·L^{-1},4～6 叶期喷施
提高抗性	PP_{333}	水稻	100～300 mg·L^{-1},拔节期喷,抗倒伏
		油菜	100～200 mg·L^{-1},三叶期喷施,抗倒伏
		桃	1000～2000 mg·L^{-1},叶面喷施,抗寒
		辣椒	10～20 mg·L^{-1},叶面喷施,抗寒抗病

小 结

植物生长物质是一些可调节植物生长发育的微量有机物质,包括植物激素和植物生长调节剂,此外还有一些天然存在的生长活性物质。目前国际公认的植物激素有生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、脱落酸与乙烯,其他天然的生长物质有油菜素甾体类、茉莉酸类及多胺类等。

植物激素是植物体内产生的,调节植物生长发育的微量有机物质,各类激素的生理作用不同。生长素类能促进细胞和茎的伸长生长、参与维管系统的分化、促进插枝生根、抑制器官脱落、调节向性生长、控制性别分化、维持顶端优势、调节花和果实的发育等。赤霉素的主要生理作用促进节间伸长、促进细胞分裂、诱导 α—淀粉酶的合成、打破休眠、促进营养生长及防止器官脱落等。细胞分裂素能促进细胞的分裂和扩大、诱导芽的分化、延缓叶片衰老及防止果实脱落等。脱落酸是抑制植物生长发育的物质,可抑制细胞分裂和伸长、加速种子的成熟和衰老过程、促进休眠、调节气孔运动及增强植物的抗逆性等。乙烯对黄化幼苗具有三重反应,促进插枝生根、控制性别分化、促进叶、花和果实的衰老,并对器官脱落有显著的促进作用。植物激素的生理作用是多种多样的,它们相互协同,共同对植物生长发育方向起调控作用。

油菜素甾体类可促进植物生长、细胞伸长和分裂及增强抗逆性。茉莉酸能抑制生长和萌发、促进衰老及增强抗逆性。多胺能促进生长、延缓衰老及增强抗性。

植物生长调节剂是人工合成的具有类似激素活性的化合物,包括生长促进剂、生长抑制剂和生长延缓剂等,现已广泛应用于农业生产中。

重要概念

植物生长物质　植物激素　植物生长调节剂　极性运输　三重反应　偏上生长　生长延缓剂　生长抑制剂　生长促进剂

复习思考题

1. 五大类植物激素的分布、运输特点及主要生理作用有何异同?
2. IAA 与 CTK 的比值与愈伤组织分化有何关系?IAA 与 GA 的比值对维管组织分化有何影响?
3. 除五大类植物激素外,植物体内还会有哪些显著调节植物生长发育的活性物质?并说明其主要生理效应。
4. 试述生长素促进细胞伸长的作用特点。
5. 农业上常用的生长调节剂有哪些?在园艺生产上有哪些应用?
6. 农业生产上制定植物生长调节剂的使用方案应考虑哪些因素?

主要参考文献

1. 王忠. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,2000
2. 李合生. 现代植物生理学. 北京:高等教育出版社,2002
3. 孟繁静. 植物生理学. 武汉:华中理工大学出版社,2000
4. 仓石晋. 植物ホルモン. 东京:东京大学出版会,1983
5. 周　. 植物生理学. 北京:中央广播电视大学出版社,1988
6. 李德全. 植物生理学. 北京:中国农业科学技术出版社,2004
7. 潘瑞炽. 植物生理学. 北京:高等教育出版社,2001
8. Lack A J, Evans D E. Instant Notes in Plant Biology. UK: BIOS Scientifi Publisherslimited,2001

第八章　植物的生长和运动

教学目标要求

理论目标：

1　了解植物生长、分化、发育特点及植物的运动现象。

2　理解植物生长规律及有关理论基础。

3　掌握植物生长与环境的关系，为农林生产服务。

技能目标：

1　学会几种测定种子和花粉活力的方法。

2　学习调控植物生长发育的实验设计方法。

种子植物的生命周期要经过胚胎形成、种子萌发、幼苗生长、营养体、生殖体的形成、开花、结果、衰老和死亡等一系列生长发育阶段，通常把植物生命周期中器官的形态、结构形成过程，称为形态发生或形态建成。伴随着形态建成，植物体发生着生长、分化与发育等变化。

1　生长

生长是指由于原生质的增加等而引起的组织、器官在体积、质量和数目等形态指标方面发生的不可逆增加的变化过程。例如 根、茎、叶、花、果实和种子的体积扩大或干重增加，都是生长现象。通常将根、茎、叶的生长称为营养生长，将花、果实、种子的生长称为生殖生长。

2　分化

分化是指细胞在结构、机能和生理生化性质方面发生的质的变化。例如 :从受精卵分裂转变成胚，从生长点转变成叶原基、花原基等都是分化。

3　发育

在生命周期中，植物的组织、器官或整体在形态、结构和机能上有序变化的过程称为发育。发育是生长和分化的总和，是植物生长分化的动态过程。例如 叶原基形成叶片，叶片从小到大，长成一个成熟的叶片，是叶的发育 ;根原基长成根，分化出侧根，成为完整的根系，是根的发育 ;茎尖的分生组织形成花原基，由花原基转变成花蕾，以及花蕾长大开花，是花的发育 ;而受精的子房膨大，果实的形成与成熟则是果实的发育。通常所说植物从营养生长向生殖生长有序的变化过程，就称为发育。

从分子生物学的观点来看，植物的生长、分化和发育的本质是基因按照特定的程序表达而引起植物生理、生化活动和形态、结构上的变化。研究植物生长、分化、发育的内部变化及其与环境的关系对调节植物的生理代谢、提高植物生产力具有重要的意义。

第一节　植物的休眠与种子萌发

一、植物的休眠

地球上绝大部分植物所处的环境有四季变化，尤其是温带四季变化明显，大多数植物都要经历季节性的不良气候时期，如果不存在某种保护性或防御性机制，植株便会受到伤害或致死。植物在系统发育的过程中，形成了适应多变环境的机制，在周期性的恶劣环境因素来临之前，植物的整株或某一器官在某一时期内只进行维持生命活动的基础代谢而停止生长的状态，称为植物的休眠，以此来增强植物对不良环境的抵抗力，从而有利于植物种族的延续。

(一) 休眠的器官和类型

许多一、二年生的植物，刚成熟的种子不能萌发，要经过一段时间的干燥或低温条件下的贮藏后才能萌发，种子处于休眠状态，以种子为休眠器官；许多多年生落叶树，芽的外面有多层鳞片保护，避免低温伤害和大量失水，芽处于休眠状态，以休眠芽为休眠器官；许多多年生草本植物，在不良环境到来之前，地上部分死亡，地下部分形成变态器官，如鳞茎、球茎、块根和块茎等进入休眠。无论种子、鳞芽或变态器官休眠，都有较强的抗逆性，使植物抵抗干旱、高温或低温等不良环境，以利于延续生命。

休眠有两种类型，一种是植物自身发育进程控制的休眠，即使给予充足的水分、足够的氧气及适宜的温度等生长条件，它们也不能萌芽生长。如刚收获的油菜、水稻等种子必须经过一段时间的干燥贮藏后才能萌发，桂花、落叶果树（如苹果、梨和海棠等）等种子要经过层积处理后才能萌发。这种因种子自身内在的生理原因造成的休眠，称为生理休眠或深休眠。另一种是当植物在生育期内遇到高温、低温或干旱等不利条件时引起的休眠，称为强迫休眠。如葱、蒜等遇到高温、干旱的夏季，地上部分死去，地下鳞茎处于休眠状态。若将其置于有调温设施的大棚内栽培，给予适宜的温度和水分，即使在夏季，鳞茎也可发芽生长。生产上以此来栽培反季节蔬菜满足市场所需。

(二) 种子的休眠与解除

种子休眠主要由以下三个方面原因引起：

1. 种皮（果皮）的限制

很多植物种子的种皮厚，或附有致密的蜡质和角质，以及核果有坚硬的内果皮，导致胚得不到水分和氧气的供应，或者由于种皮、果皮的机械压制而阻碍胚的生长，使种子呈现休眠状态。如豆科、樟科和锦葵科等种子受种皮限制，核桃、板栗、桃、李、杏、椰子和莲子等受坚硬果皮的限制。

2 胚休眠

一种是种子胚尚未发育完全。如银杏种子成熟后从树上掉下来时还没受精,等到外果皮腐烂,种子吸水、吸氧后,种子里的生殖核分裂放出精子,才受精形成合子,发育成胚。新采收的人参种子,其胚只有0.3~0.4 mm长,在20 ℃条件下,经过3~4个月后,胚才长到3 mm左右,胚乳中的营养转向胚中,胚发育完全后才具有萌发能力。兰花1冬青1白蜡树和当归等种子成熟时胚都很小,结构不完善,必须经过一段时间的发育后,才可达到具有萌发能力的状态。

另一种是种子胚在形态上发育完全,但生理上还未完全成熟,必须通过后熟作用才能萌发。后熟作用是指成熟种子收获后,需经过一段时间的生理、生化变化,才能完成生理成熟,才具有萌发能力。如苹果、桃、梨等蔷薇科植物和松柏科植物的种子,在后熟过程中,种子内的淀粉、蛋白质和脂肪等有机物质的合成加强,进一步积累物质。有些植物,如桂花等种子的后熟作用要求低温、湿润条件;而有些种子则要在收获后,在种子风干的过程中完成后熟。

3 抑制萌发物质的存在

有些种子不能萌发是由于果实或种子内有抑制萌发物质的存在。这类抑制物多数是一些有机物质,如具挥发性的氰氢酸(HCN)、氨(NH_3)、乙烯和芥子油,醛类化合物中的柠檬醛和肉桂醛,酚类化合物中的水杨酸和没食子酸,生物碱中的咖啡碱,不饱和内酯类中的香豆素、花楸酸以及脱落酸(ABA)等。这些物质存在于果肉(如苹果、梨、西瓜和甜瓜)、种皮(如苍耳、甘蓝、大麦和燕麦)、果皮(如酸橙)、胚乳(如鸢尾和莴苣)或子叶(如菜豆)等处,能使其内部的种子潜伏不动。抑制萌发物质抑制种子萌芽有重要的生物意义,如生长在沙漠中的植物,种子里含有这类抑制物质,要经一定雨量的冲洗,种子才萌发。如果雨量不足,不能完全冲洗掉抑制物质,种子就不萌发。这类植物就是依靠种子中的抑制剂使种子在外界雨量能满足植物生长时才萌发,巧妙地适应干旱的沙漠条件。

阅读材料8-1 种子休眠解除的方法

1 机械破损

机械破损适用于有坚硬种皮的种子。可用沙子与种子摩擦、划伤种皮或者去除种皮等方法来促进萌发,如紫云英种子加沙和石子各1倍进行摇擦处理,能有效促使萌芽。

2 清水漂洗

西瓜、甜瓜、番茄、辣椒和茄子等种子外壳含有抑制萌发物质,播种前将种子浸泡在水中,反复漂洗,流水更佳,让抑制物渗透出来,能够提高发芽率。

3 层积处理

已知有100多种植物,特别是一些木本植物的种子,如苹果、梨、桂花、山毛榉、白桦和赤杨等,要求低温、湿润的条件来解除休眠。通常用层积处理,即将种子埋在湿沙中,置于1~10 ℃温度中,经1~3个月的低温处理就能有效地解除休眠。在层积处理期间,种子中的抑制物质含量下降,而GA和CTK等生长促进型物质的含量增加。一般说来,适当延长低温处理时间,能促进萌芽。

4 温水处理

某些种子(如棉花、小麦和黄瓜等)经日晒和用35~40 ℃温水处理,可促进萌发。油松、沙棘种子用70 ℃水浸种24 h,可增加种皮透性,促进萌芽。

5　化学处理

棉花、玫瑰、皂荚、合欢、漆树和国槐等种子均可用浓硫酸处理（2 min～2 h 后立即用水漂清）来增加种皮透性。用 0.1%～2.0%过氧化氢溶液浸泡棉籽 24 h，能显著提高发芽率，这对玉米和大豆也同样有效，原因是过氧化氢的分解给种子提供氧气，促进呼吸作用。

6　生长调节剂处理

多种植物生长物质能打破种子休眠，促进种子萌发，其中 GA 效果最为显著。樟子松、鱼鳞云杉和红皮云杉是北方优良树种，把它们的种子浸在 100 μL·L^{-1} GA 溶液中同时处理，只需经过 48 h 便可打破休眠而发芽。

7.　光照处理

需光性种子种类很多，对光照的要求也很不一样。有些种子一次性感光就能萌发，如泡桐浸种后给予 1000 lx 光照 10 min 就能诱导 30%种子萌发，8 h 光照萌发率达到 80%。有些则需每天 5～10 h，7～10 d 的光周期诱导才能萌发，如八宝树、榕树、藜、莴苣、云杉、水浮莲、芹菜和烟草的某些品种，种子吸涨后照光可解除休眠。

8　物理方法

用 X 射线、超声波、高、低频电流或电磁场处理种子，也有破除休眠的作用。

㈢ 芽的休眠与调节

植物进入休眠状态受内在发育程序控制。通常是光照、温度等因子作为信号启动，或调节一定的发育程序，诱导休眠。

植物营养体进入休眠主要与日照长度有关，多数冬季休眠的植物，在长日照条件下旺盛生长，在短日照条件下，生长受到抑制，促进休眠芽的形成。植物进入休眠也要求满足临界日长和一定的短日照天数。例如：在 10 d 的 8 h 短日照下美国的鹅掌楸停止生长，而湿地槭需要 8 周，美国槭则需 20 周才停止生长。秋季的短日照是使许多植物进入休眠的信号，植物枝条生长减慢，出现休眠芽。一些地下休眠器官的形成也是短日照促进的。日照长度控制休眠的机制，一般认为是在秋季短日照条件下，ABA 合成增加，GA 合成减少，在 ABA/GA 比值高时，诱导休眠；春季日照渐长，GA 合成增加，解除休眠。

温度也是控制休眠的一个因素。在自然条件下，冬季日照长度变短，温度变低，多年生木本植物的芽进入深休眠。休眠的芽经过冬季这段低温后就能打破休眠。但是打破休眠所需要的低温并不一定低于零摄氏度。连续的低温处理比冷、热交变的处理要好。同时，所需低温处理时间的长短也视植物而异。即使是同一种植物，由于原产地不同，对低温和时间的要求也有差异。一般原产在北方的品种对低温是时间要求长些，温度偏低些；原产南方的品种要求低温时间就短些，温度偏高些。树木打破休眠时对低温的要求，影响着很多树木向温暖的地区引种。在同一株树上不同的芽对温度的要求也不同，花芽比叶芽、顶芽比侧芽要求低温时间都较少。

日照长短对低温处理也有一定的影响。例如：毛白杨在短日照下较易用低温打破休眠，而刺槐、假挪威槭和一些杨树，则在长日照下较易用低温打破休眠。

低温处理引起植物体内发生很多生理、生化的变化，现在较为重视的是植物激素的变化。实验证明，用低温处理植物的器官或种子，赤霉素含量增加。与此同时，在一些植物中，抑制剂的含量不降低，而在另一些植物中，抑制剂的含量则相应降低。另外，还发现细胞分裂素类物质在打

破休眠过程中含量也有所提高。例如:在纸皮桦和大叶钻天杨的休眠芽中,不存在细胞分裂素,而在不休眠的芽中则含量较高。

另外,缺水干旱或营养不良也能促进植物的休眠。如花卉植物仙客来,可被干旱直接诱导进入休眠状态。

综上所述,植物的休眠是受环境和内部等因子所控制的(如图 8-1)。

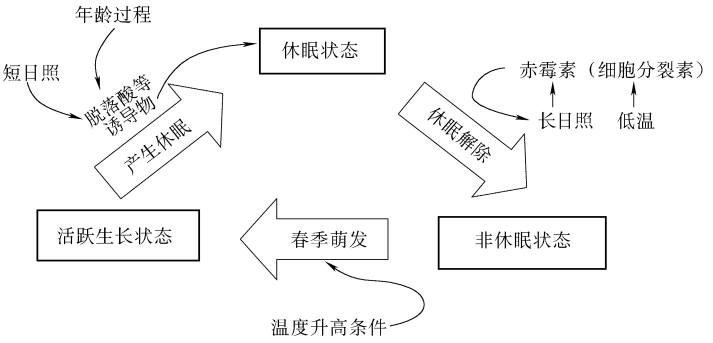


图 8-1　植物休眠环境和内部控制

阅读材料 8-2　芽休眠的调控方法

在生产和生活中,人们常常要解除芽的休眠状态,促其尽快萌发,有时则需延长休眠,抑其萌发,生产、生活中常用以下方法来调节休眠。

(一) 解除休眠

1. 低温处理

许多植物休眠芽需经历 260～1000 h,0～5 ℃的低温才可解除休眠,将解除芽休眠的植株转移到温暖环境下便能发芽生长。这种打破植物芽休眠所需要的低温和时间称作需冷量。需冷量是植物南移的主要限制因子,也是北方落叶果树等木本植物保护地栽培确定扣棚升温时间的重要依据之一。需冷单位大致以 6 ℃为标准(如果高到 10 ℃或低至 0 ℃对需冷量来说效果微弱),一般以 1～7.2 ℃的累积低温时数表示,因植物种类、品种而有差别,如苹果为 200～2000 h,杏为 250～900 h,桃为 200～1100 h,甜樱桃为 500～1300 h。

有些休眠植株未经低温处理而给予长日照或连续光照也可解除休眠。

2. 温浴法

把植株整个地上部分或枝条浸入 30～35 ℃温水中 12 h,取出放入温室就能解除芽的休眠,使用此法可使丁香和连翘提早开花。

3. 乙醚气薰法

把整株植物或离体枝条置于一定量乙醚薰气的密封装置内,保持 1～2 d 就能发芽。例如,在 11 月中旬将紫丁香、银兰根、茎放在体积为 1 L 的密闭容器中,容器内放有 0.5～0.6 mL 乙醚,1～2 d 后取出,在 15～20 ℃下保持 3～4 周就能长叶、开花。

4. 植物生长调节剂

要打破芽休眠使用 GA 效果较显著。用 1000～4000 μL·L^{-1} GA 溶液喷施桃树幼苗、葡萄

枝条和唐菖蒲、百合的球茎或用 100～200 μL·L^{-1} KT 喷施桃树苗，都可以打破芽的休眠。用 0.5～1.0 μL·L^{-1} GA 溶液浸马铃薯切块 10～15 min，则出芽快而整齐。

（二）延长休眠

在农业生产上，要延长贮藏器官的休眠期，使之耐贮藏，避免丧失市场价值。如马铃薯在贮藏过程中易出芽，同时还产生龙葵素等有毒物质，不能食用，用 1%萘乙酸钠盐溶液浸泡，或萘乙酸甲酯的黏土粉剂均匀撒在块茎上，可以防止其在贮藏期中发芽。对洋葱、大蒜等鳞茎类蔬菜也可用类似的方法处理。

二、种子的萌发

种子是种子植物特有的延存器官，播种后种子能否迅速发芽，并达到苗全、苗齐、苗匀、苗壮，是能否获得优质、高产的基础。所以有必要了解种子的结构、组成及种子萌发的生理变化，并为种子萌发创造适宜的环境条件。

（一）种子的结构

种子的形状、大小和色泽等特征随植物种类不同而有差异，但都有共同的构造（如图 8-2，图 8-3，图 8-4）。种子外面由种皮包着，里面是胚，有的植物种子还具有胚乳。现将这三部分说明如下：

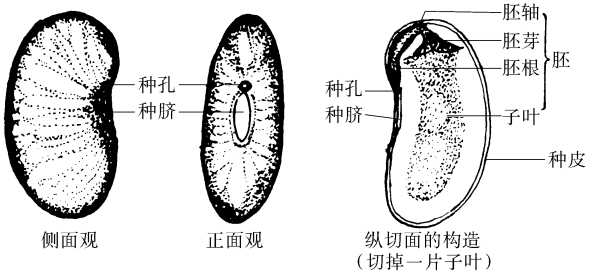


图 8-2　菜豆种子的结构

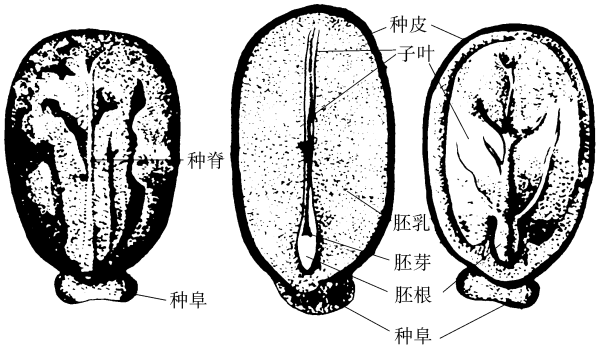


图 8-3　蓖麻种子的构造

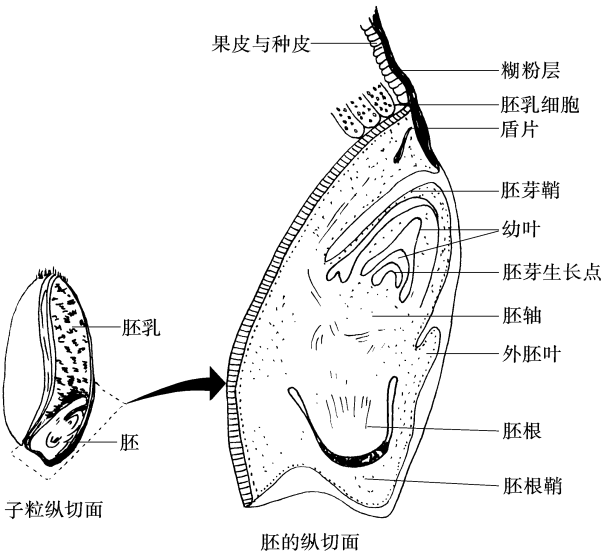


图 8–4 小麦子粒纵切面图 (示胚的构造)

1. 种皮

种皮是包围在种子外面的保护层,具有保护胚和胚乳的作用。一般种皮常木质化或木栓化,可增强种子对病、虫以及其他不良环境的抵抗力。种皮通常为一层或两层,具有两层的,外层较坚韧,称为外种皮,内层很薄,称为内种皮。成熟的种子在种皮上有种脐,这是种子从果实上脱落后留下的痕迹。在种脐的一端有小孔,称为种孔。水分和氧气容易从种孔进入种子内,促进种子萌发 种孔也是胚根萌发时,穿出种皮的地方。

2. 胚

胚是种子的主要部分,它是下一代植物的原始体,由胚根、胚轴、胚芽和子叶四部分组成。子叶的数目不等,具有两片子叶的植物,称为双子叶植物,如大豆、棉花及花生等。具有一片子叶的植物,称为单子叶植物,如小麦、玉米等禾谷类植物及葱、蒜、兰花等。

3. 胚乳

胚乳是种子贮藏营养物质的部分,种子萌发时供胚生长所需。有些植物在种子形成过程中,胚乳被胚吸收利用,故成熟的种子无胚乳,其中的营养物质贮藏在子叶中,根据种子胚乳的有无,可将种子分为有胚乳种子和无胚乳种子两类。

种子内贮藏的营养物质主要有淀粉、蛋白质、脂肪以及少量的维生素、无机盐等,各种营养物质的含量因植物种类而不同,又可将农作物种子分为淀粉类种子,如水稻、小麦、玉米、高粱和谷子等 脂肪类种子,如花生、油菜、芝麻和油用亚麻等 蛋白质类种子,如大豆等。

(二) 种子的生命力

种子生命力的强弱和品质的好坏直接影响到种子萌发出苗的多少和幼苗的健壮程度,种子生命力的强弱主要从以下几个方面来衡量:

1. 种子活力

种子活力是指种子的健壮程度,种子迅速、整齐发芽出苗的潜在能力。一般健全饱满、未受损伤、贮存条件良好的种子活力高,大粒种子的活力一般要高于小粒种子,同一品种活力高的种子往往比活力低的种子长出的植株高大、健壮、抵抗力强,获得高产的可能性大。种子生活力,一般是指种子的发芽力,能发芽的种子不一定都能成苗,能成苗也不一定长成健壮的苗。所以,近年来,植物生理学领域中用种子活力作为评定种子播种品质的指标。

2. 种子寿命

种子从成熟到丧失生活力所经历的时间,称为种子的寿命。根据种子寿命的长短,可将种子分为三类:

⑴ 短命种子　短命种子的寿命为几小时至几周。如杨、柳、榆、栎、可可属、椰子属和茶属种子等。柳树种子成熟后只在 12 h 内有发芽能力,杨树种子寿命一般不超过几个星期。

⑵ 中命种子　中命种子的寿命为几年至几十年。大多数栽培植物如水稻、小麦、大麦、大豆及菜豆的种子寿命为 2 年,玉米 2～3 年,油菜 3 年,蚕豆、绿豆和紫云英 5～11 年。

⑶ 长命种子　长命种子的寿命在几十年以上。北京植物园曾对从泥炭土层中挖出的沉睡千年的莲子进行催芽萌发,后来竟开出花来。

3. 种子的老化和劣变

种子的老化是指种子活力的自然衰退。在高温、高湿条件下,老化过程往往加快。种子劣变则是指种子生理机能的恶化。突然性的高温或结冰会使蛋白质变性,细胞受损,从而引起种子劣变。

种子老化和劣变的一些表现为:① 种子变色:如蚕豆、花生和大豆种子的种皮颜色变深,棉花种子的胚乳可能变成绿色,谷类种子在高温、潮湿环境中胚轴变成褐色,白羽扁豆种子随着老化而产生荧光等;② 种子内部的膜系统受到破坏,透性增加;③ 逐步丧失产生与萌发有关的激素,如 GA、CTK 及乙烯等的能力;④ 萌发迟缓,发芽率低,畸形苗多,生长势差,抗逆力弱,以致生物产量和经济产量都低。

㈢ 种子的萌发

1. 种子萌发的概念

在适宜的环境条件下,解除休眠的种子吸水膨胀,代谢活性加强,胚开始生长,胚根(很少情况下是胚芽)突破种皮的现象,称为种子萌发。

由胚长成的幼小植株称为幼苗。幼苗有两种类型,即子叶出土的幼苗和子叶留土的幼苗。子叶能否出土,主要取决于胚轴的生长特性。从子叶着生处到第一片真叶之间的一段胚轴,称为上胚轴;子叶着生处至根之间的一段胚轴,称为下胚轴。下胚轴能否伸长,决定子叶能否出土。现将两种不同类型的幼苗分述如下:

⑴ 子叶出土的幼苗　棉花、大豆、菜豆、瓜类、蓖麻、苹果、桃及葡萄等种子萌发时,胚根最先突破种皮,入土形成主根,接着下胚轴伸长,最初弯曲成弧状,出土后逐渐伸直,将子叶和胚芽一起送出土面(如图 8-5)。子叶出土见光转绿,并且长大,成为幼苗最早进行光合作用的部位。胚芽展开后,逐渐形成茎和叶。当真叶产生后,许多植物的子叶便逐渐枯萎脱落。

⑵ 子叶留土的幼苗　豌豆、蚕豆、核桃、柑橘和板栗等双子叶植物和禾谷类植物的种子萌

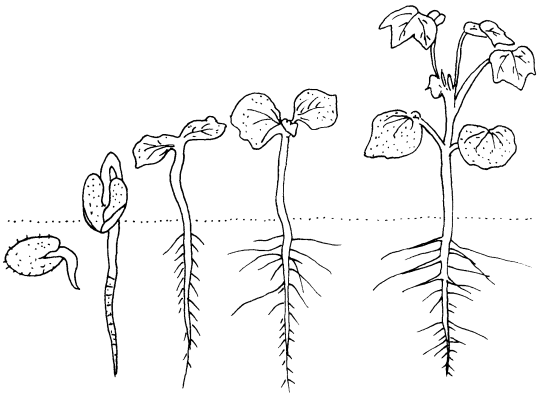


图 8-5 棉花种子萌发过程,示子叶出土

发时,因下胚轴不伸长,故子叶仍留在土中(如图 8-6),它的作用是只供给营养物质而不能进行光合作用。

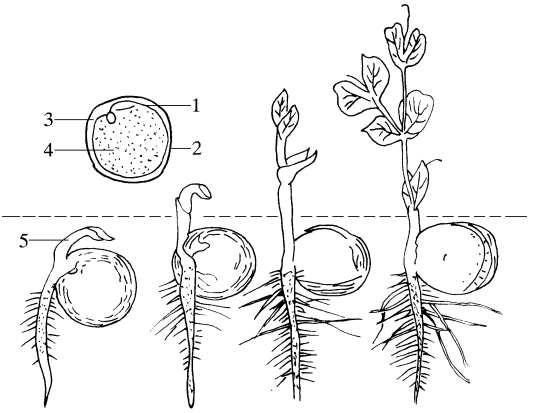


图 8-6 豌豆种子萌发过程,示子叶留土

1 胚根 2 种皮 3 胚芽 4 子叶 5 上胚轴

花生种子的萌发,兼有子叶出土和子叶留土的特点,它的下胚轴也能伸长,但有一定限度。所以,播种较深时,则不见子叶出土;播种较浅时,则可见子叶露出土面。这种情况的幼苗也可称为"子叶半出土幼苗"(如图 8-7)。

在农业生产上要注意种子播种深度。一般地说:子叶出土的幼苗,播种时要浅一些,但也要看下胚轴的出土能力和种子中所含脂肪的多少。如棉花、大豆等含脂肪较多,脂肪分解时需要大量的氧气,同时下胚轴的出土能力较弱,因此要浅播;而菜豆种子下胚轴出土能力较强,子叶中脂肪含量又不多,就可适当深播。子叶留土类型的幼苗,一般在出土时阻力较小,可适当深播,以利幼苗扎根、抗旱和防冻,但也要有一定限度,例如冬小麦,如播种过深,种子中的养料过多地消耗于地中茎的生长,对壮苗不利;若播种过浅,地中茎伸长少或不伸长,分蘖节近于地面,很易受冬季严寒的冻害而造成死苗。所以要根据种子的大小、贮藏养料的成分和土

壤湿度等条件加以综合的考虑,以决定播种措施。

2　种子萌发的过程

种子植物的生长开始于种子的萌发。种子萌发的过程可分为吸涨、萌动和发芽三个阶段。

吸涨是干种子内的蛋白质、淀粉等亲水物质吸水膨胀的物理过程。不同作物的种子所含有机物质的种类不同,吸涨力也不相同,一般是蛋白质含量高的种子,吸涨能力最强;含淀粉为主的种子稍差;含脂肪较多的种子吸水最少。

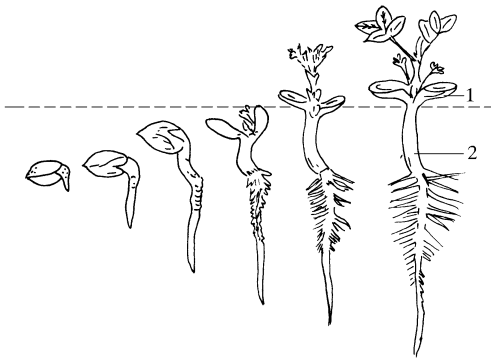


图 8-7　花生种子萌发过程

1　子叶　2　下胚轴

吸涨的种子由于含水量增加,酶活性增强,胚乳或子叶贮藏的营养物质发生分解,并合成新的、复杂的有机物质以构成新细胞,使胚细胞的数目增多,体积加大,当胚的体积大到一定程度时,胚根首先顶破种皮而出,这就是萌动(又称露白)。

种子胚根伸出后,立即向下伸入土层,固定于土壤,此时胚根已能吸收土壤水分,接着长出胚芽。当胚根的长度等于种子的长度或胚芽达到种子长度一半时即为发芽。胚芽继续向上顶土,最后突出地面,这就是出苗。出苗后,子叶或幼叶遇光变绿,能进行光合作用。当种子内贮藏养分逐步分解耗尽,新生根系和叶子进一步生长,功能逐渐强盛与完善,幼苗由异氧转变为自养时,整个萌发过程才宣告结束。

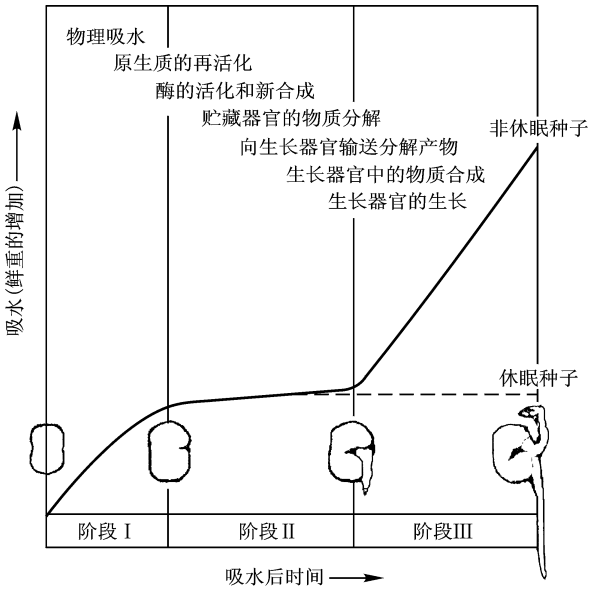


图 8-8　种子萌发的三个阶段和生理转变过程示意图

3　生理、生化变化

⑴ 种子的吸水　萌发过程中种子的吸水可分为吸涨吸水（阶段Ⅰ）、缓慢吸水（阶段Ⅱ）和生长吸水（阶段Ⅲ）三个阶段（如图8-8）。阶段Ⅰ的吸涨吸水是由于种子内亲水胶体的吸涨作用所致，无论种子死活都可进行，据测定该阶段的温度系数（Q_{10}）很低，仅为1.5～1.8，所以此阶段的吸水与种子的代谢活动无关；阶段Ⅱ缓慢吸水阶段正值种子充分膨胀至胚根尚未突破种皮时，死种子与休眠种子吸水至此阶段为止，而对于破除休眠的种子则正是代谢活动开始增强期，随着胚根突破种皮，胚开始迅速生长，也就开始了生长吸水阶段的重新大量吸水，这时的吸水自然是与代谢作用有间接关系但又紧密相连的渗透性吸水。所以死种子或休眠种子都无吸水的第三阶段。

⑵ 呼吸的变化　种子萌发过程中呼吸速率的变化与吸水的变化很相似，也分急剧上升、滞缓和再急剧上升三个阶段（如图8-9）。

在吸水滞缓阶段，种子呼吸产生的CO_2大大超过O_2的消耗，这表明此时种子以无氧呼吸为主；但是，以胚根突破种皮为特征的重新迅速吸水阶段，O_2的消耗速率却大大高于CO_2的释放速率，这说明种子已由无氧呼吸变为有氧呼吸。

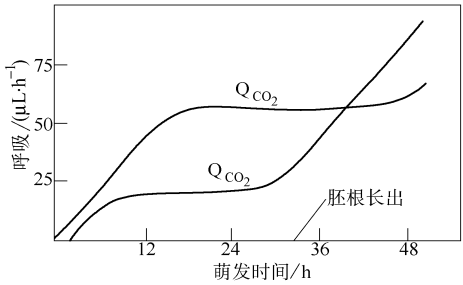


图8-9　豌豆萌发吸水滞缓时期的呼吸表现

⑶ 贮藏物质的变化　在萌发过程中，种子中贮藏的淀粉、脂肪和蛋白质不能直接在细胞间移动，必须在酶的催化下，水解为简单的可溶性化合物，才能运送到正在生长的幼胚中，为幼胚提供营养和能量来源（如图8-10）。胚乳或子叶贮藏的淀粉是在淀粉酶的催化下分解为糖类，以蔗糖的形式运往新生器官；脂肪是在脂肪酶的作用下先分解为脂肪酸和甘油，经乙醛酸循环转化为糖类运往新生器官；蛋白质在蛋白酶的作用下先分解为氨基酸，以酰胺等含N化合物的形式运输到

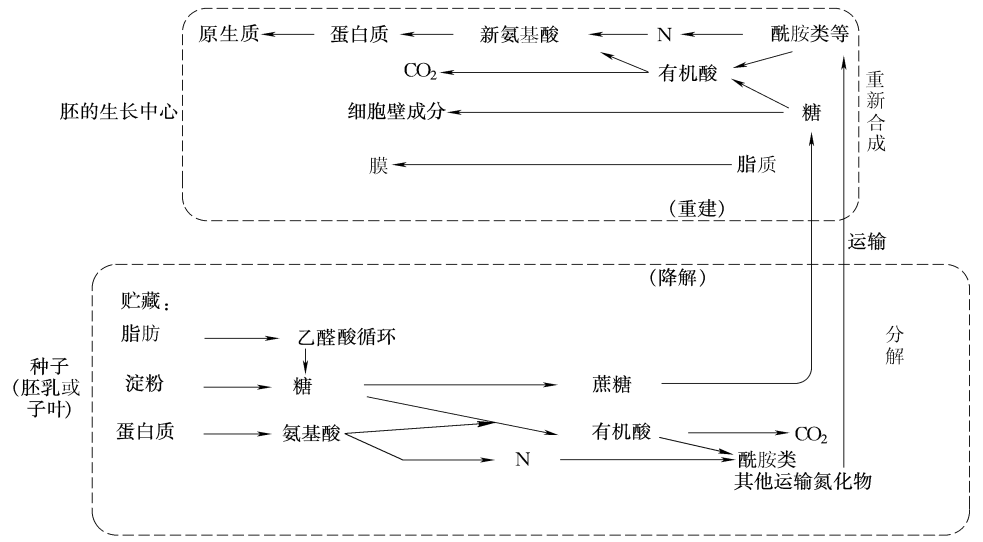


图8-10　萌发种子总营养物质的转移过程

新生器官，供幼苗的生长和代谢需要。

⑷ 内源激素的变化　种子萌发过程同样由多种内源激素控制。未萌发的种子通常不含自由型的IAA，但萌发初期束缚型的IAA即转变为自由型IAA，并继续合成新的IAA。大麦种子萌发时，胚中首先产生GA并运到糊粉层诱导α-淀粉酶的产生，促进淀粉分解。落叶松、桃、苹果等种子的层积处理过程中，生长抑制剂的量逐渐减少，而GA水平则逐渐升高。实验证明，CTK，GA，ETH和ABA等内源激素都与种子的休眠和萌发有关。

4　影响种子萌发的条件

影响种子萌发的主要外因有水分、温度、氧气，有些种子的萌发还受光的影响。

⑴ 水分　水分是种子萌发的重要条件。种子吸水后，种子内的原生质胶体才能由凝胶转变为溶胶，酶的活性加大，各种代谢活动加强，特别是贮藏物质水解成可溶性物质供胚发育。同时，吸水能使种皮膨胀软化，一方面有利于种子内、外气体交换，增强胚的呼吸作用；另一方面也有利于胚根、胚芽突破种皮而继续生长。

种子萌发时吸水的多少与种子的类型有关。一般含淀粉多的种子，萌发时需水较少；蛋白质含量高的种子吸水量较多，一般要超过干种子重量时才能发芽；而油料作物种子除含较多的脂肪外，往往也含有较多的蛋白质，因此，油料作物种子吸水量通常介于淀粉种子和蛋白质种子之间。表8-1列举了几种主要作物种子萌发时的吸水量。当然，种子萌发时如水分过多，会妨碍氧气的供应，使种子腐烂、闷死。

表8-1　几种主要作物种子萌发最低吸水量占干重的质量分数

作物种类	吸水率/%	作物种类	吸水率/%
水稻	35	棉花	60
小麦	60	豌豆	186
玉米	40	大豆	120
向日葵	56.5	花生	40
油菜	48	蚕豆	157

⑵ 温度　种子的萌发是由一系列酶催化的生化反应引起的，因而受温度的影响较大，并存在最低、最适和最高温度三个基点。在最低温度时，种子能萌发，但所需时间长，发芽不整齐，易烂种。种子萌发的最适温度是指在最短的时间内萌发率最高的温度。高于最适温度，虽然萌发较快，但发芽率低。而低于最低温度或高于最高温度，种子就不能萌发。一般原产低纬度地区的植物，温度的三基点都较高；原产高纬度地区的植物，温度的三基点都较低。常见作物种子萌发的温度范围如表8-2所示。

表8-2　几种作物种子萌发的温度范围

作物种类	最低温度/℃	最适温度/℃	最高温度/℃
大麦、小麦类	3～5	20～28	30～40
玉米、高粱	8～10	32～35	40～45
水稻	10～12	30～37	40～42
棉花	10～12	25～32	38～40
大豆	6～8	25～30	39～40
花生	12～15	25～37	41～46

续表

作物种类	最低温度/℃	最适温度/℃	最高温度/℃
黄瓜	15～18	31～37	38～40
番茄	15	25～30	35
白菜	8～10	20～25	30～32
辣椒	14～16	25～30	34～36
芹菜	8～10	15～20	25～28
田旋花	0 5～3	20～35	35～40

虽然在最适温度下,种子萌发最快,但由于呼吸作用强,消耗的有机物质较多,供给胚的养料相应减少,导致幼苗细长柔弱,对不良条件的抵抗力差。因此,种子的适宜播种期一般应稍高于最低温度而低于最适温度。生产上为了早出苗,早稻可采用薄膜育秧,其他作物则可利用温室、温床、阳畦和风障等设施来提早播种。近年来,在西瓜、棉花等多种农作物中采用地膜覆盖增温、保水的方法,不但有利于种子萌发,幼苗生长,还可有效地抑制杂草生长。农谚说“清明前后种瓜豆”,就是说清明前后土壤温度可以稳定到瓜豆萌发的最低温度以上。

⑶ 氧气 种子萌发与胚生长是活跃的生命活动,需要旺盛的呼吸作用提供能量消耗,因而需要足够的氧气。一般作物种子需在10%以上氧浓度下才能正常萌发,当氧浓度低于5%时,很多作物的种子不能萌发。油料作物种子萌发时需要的氧气更多,如花生和大豆等。种子萌发所需的氧气大多来自土壤空隙中,如果土壤板结或水分过多,则会造成氧气不足,种子进行无氧呼吸,产生酒精毒害,影响种子萌发,甚至造成烂种。因而精细整地、排水、排渍,改善土壤通气条件,有利于种子萌发和培育壮苗。

⑷ 光照 大多数作物种子的萌发,只要水、温、氧条件满足就能够萌发,不受有无光的影响,这类种子称为中光种子,如水稻、小麦、大豆和棉花等。有些植物如莴苣、紫苏和胡萝卜等的种子,在有光条件下萌发良好,在黑暗中则不能发芽或发芽不好,这类种子称为需光种子。还有些植物如葱、韭菜、苋菜、甜瓜、西瓜和番茄等的种子则在光照下萌发不好,而在黑暗中反而发芽很好,称为嫌光种子。光对种子萌发的影响与光敏素有关(关于光敏素的性质将在第九章叙述)。

总之,要获得全苗、壮苗,首先要有健全饱满、解除休眠、生活力强的种子;其次要有适宜的环境条件,即充足的水分、适宜的温度、足够的氧气和适宜的光照条件。因此,适期播种,播种前充分整地,注意播种深度和方法,就能获得水、气、温、光协调的萌发环境,种子便能顺利萌发并长成壮苗。

第二节 植物的生长发育

种子萌发后,胚根入土发育成根系,胚芽出土,子叶展开,并分化出真叶,上胚轴和芽轴发育成茎,形成幼苗。幼苗经生长和发育,长成一个成年植株。

一、根的生长分化

根是植物的地下营养器官,它的功能主要是吸收水分和无机盐并向地上运输。根系深扎于土壤固定地上部分,还能合成激素、植物碱,并有贮藏和繁殖的功能。

一株植物地下所有根的总体称为根系。地下根的生长发育与地上部分相适应,可产生许多条侧根,具有吸收功能和伸长生长能力的部位在根尖。

(一) 根尖的生长分化

种子植物根的顶端分生组织在结构上有两种类型,一种是胚根保留下来的具有分裂能力的原分生组织,分裂、分化可产生维管柱、皮层和根冠,而表皮则是由原表皮层分化而来;另一种是由原分生组织分化后产生的初生分生组织,由原表皮层、基本分生组织和原形成层组成。

大部分根尖细胞分裂都是横向的垂周分裂,使根尖不断延长。根尖顶端附近的少量细胞是纵向的平周分裂,使根尖增粗。

根据这些细胞分裂产生子细胞的发育方向,还可以将根尖的细胞分裂分为两种类型:分化分裂和增殖分裂。分化分裂形成的两个子细胞具有不同的发育方向,一个保留分生细胞的特征,一个进入分化,形成某种特定组织的细胞,如根尖分生区细胞的分裂即为分化分裂。而增殖分裂所形成的两个子细胞具有相同的发育方向,经过不断分裂增加细胞数目。分化分裂一般为平周分裂,而增殖分裂一般为垂周分裂。

(二) 根的加粗生长(次生结构)

在初生结构形成不久后,裸子植物和大多数双子叶植物由于维管形成层和木栓形成层的活动,不断产生新的组织使根不断增粗,由于形成层和木栓形成层属于次生分生组织,因此它们活动所形成的结构,称为次生结构(如图 8-11)。维管形成层由初生结构中保留下来的一部分原形成层和一部分中柱鞘细胞组成,由于位于初生木质部和初生韧皮部凹处的维管形成层分裂早,向内产生的次生木质部数量多,这部分的维管形成层较突出处被推移得快,最后与突起处的中柱鞘相连接,形成圆形的维管形成层环,维管形成层向外分裂产生少量的次生韧皮部,向内分裂产生大量次生木质部,同时也产生一些呈辐射状排列的薄壁细胞——射线,促进水分、养分的横向运输。

在维管形成层进行活动使维管柱增粗时,原维管柱外方皮层和表皮因不能分裂被撑破,此时,中柱鞘细胞进行平周分裂,形成木栓形成层,木栓形成层向外分裂产生木栓层,向内分裂产生栓内层。木栓层、木栓形成层和栓内层共同组成次生保护组织——周皮。但木栓形成层分裂活动的时间有限,不久即失去分裂能力而成为木栓层,此时,栓内层或韧皮部的薄壁细胞又形成新的木栓形成层,再形成新的周皮,故老根外由多层周皮所覆盖。

周皮内的木栓层细胞壁栓化,不透水、不透气、绝缘,对老根起到很好的保护作用。

根的次生结构形成后,从外到内依次是周皮(木栓层、木栓形成层、栓内层)、皮层(若木栓形成层由中柱鞘形成则无,若由皮层形成则有)、韧皮部(初生韧皮部、次生韧皮部)、形成层、木质部(次生木质部、初生木质部)、髓(有或无)及射线。

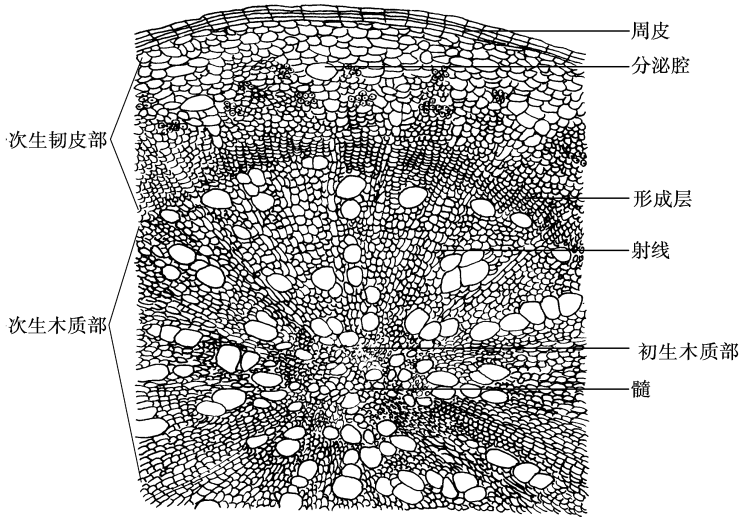


图 8–11　棉根次生结构横切面

双子叶植物根的发育过程见图 8–12。

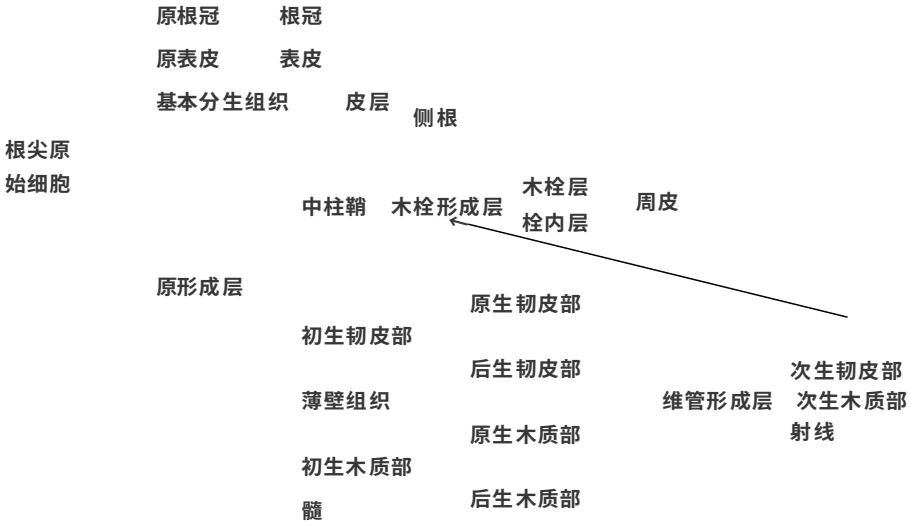


图 8–12　双子叶植物根的发育过程

二、茎的生长分化

茎的生长和分化是在茎尖进行的，茎尖自上而下可分为分生区、伸长区和成熟区。

(一) 分生区

分生区位于茎的最尖端,由原分生组织和初生分生组织组成。最前端的由原分生组织组成半球形结构的生长锥,被叶原基、芽原基和幼叶包围,有的还有芽鳞覆盖着。对生长锥的结构和分化,一般用原套-原体学说或组织细胞分区学说来解释。

1. 原套-原体学说

茎生长锥可分为原套和原体两部分。原套是生长锥表面一至数层细胞,各层细胞只进行垂周分裂,扩大生长锥的表面;原体是原套内方一团不规则排列的细胞,可进行各方向的分裂,增大生长锥的体积。

叶原基、腋芽原基以及茎上的花原基的细胞都是从原套和原体细胞分裂而来。原套、原体细胞层也称组织形成层。

2. 组织细胞分区学说

茎尖端分生组织也可以根据细胞的分裂速率、分裂方向、体积大小以及液泡水平等组织细胞学特性,分为若干组织细胞学分区。顶端分生组织的中央有一团较大、液泡化程度较高的细胞称为中央母细胞,其分裂速率较慢,相当于根尖分生区中的静止中心,中央母细胞外围有一圈无明显液泡,体积较小的细胞称为周围分生组织,此区能分裂形成叶原基。中央区下面是肋状分生组织,细胞分裂、分化形成茎的内部组织(如图 8-13)。

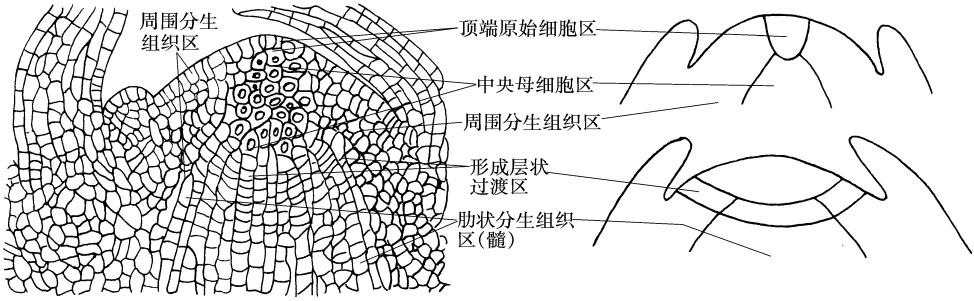


图 8-13　茎端纵切面示细胞组织分区

茎的分生组织,依其发育来源、所分化形成的器官类型以及有限生长、无限生长等性质,可分为两类:营养分生组织和成花分生组织。

营养分生组织具有无限生长的习性,只要环境条件许可,可不断地分裂、分化产生叶片、腋芽和茎节。成花分生组织是植物受到成花诱导后,由营养分生组织转化而来的,细胞分裂、分化形成各种花器官原基、萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊。成花分生组织的生长是有限的。有的植物受到成花诱导后,营养分生组织转化成花序分生组织,可分化出苞叶、花序。

(二) 伸长区

伸长区位于分生区的下面,包括几个节和节间,是顶端分生组织发展成为成熟组织的过

渡区。

(三) 成熟区

此区各种成熟组织已分化完成,构成茎的初生结构 (如表 8-3) 。

表 8-3　被子植物茎尖分生区和组织分化成熟过程表

分生区		伸长区	成熟区
原分生组织		初生分生组织	成熟组织 (初生结构)
顶端原始细胞区	周围分生组织区	周围分生组织区 基本分生组织 (部分) 原形成层	表皮 皮层、髓射线 维管柱、束中形成层 (双子叶植物)
中央母细胞区	髓 (肋状) 分生组织区	基本分生组织 (部分)	髓

(四) 茎的加粗生长

与双子叶植物根的次生结构基本相同,其维管形成层由束内形成层及束内形成层邻接的束间形成层构成。处于温带的树木,由于受气候的影响,维管形成层的活动呈现出明显的周期性,每年春、夏季,气候温暖,雨量多,维管形成层的细胞分裂较快,产生的次生木质部中导管大而多,管壁薄,木质化程度低,材质色浅而疏松,构成早材 秋季气温渐低,营养物质流动减少,维管形成层活动也逐渐减弱,以至停止,产生的导管小而少,细胞壁较厚,材质色深而紧密,构成晚材 (秋材) 。同一年内形成的早材和晚材构成一个生长轮,称为年轮。也可通过年轮的宽窄,推算出树木生长期间每年肥水供应情况,肥水供应充足,气候适宜,年轮则宽,茎增粗则快 反之,则茎增粗慢。但也有不少植物在一年内的正常生长中,不止形成一个年轮,如柑橘属植物的茎,一年中可产生三个年轮,也即三个年轮才能代表一年的生长,因此,又称假年轮。另外,气候的异常和虫害

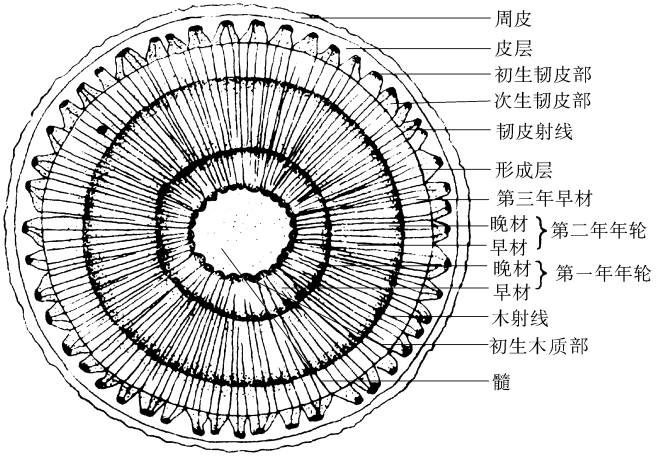


图 8-14　木本植物三年生茎横切面图解

的发生都可能造成维管形成层活动的衰落，从而造成假年轮。热带的树木，由于没有四季的明显交替，一般不形成年轮。射线原始细胞进行平周分裂，产生辐射状排列的射线进行物质横向运输（如图8-14）。

木栓形成层一般由皮层的薄壁细胞转变而成，其分裂与根的木栓形成层完全相同。按植物解剖学，树皮应为周皮，但习惯上将形成层以外的部分均称为树皮。生产上有“树怕剥皮”之说，其原因主要是切断了有机物质向下运输的通道——筛管，而影响根系的生长。由于单子叶植物茎内没有形成层的产生，这类植物茎的加粗生长是通过茎内细胞的增大来实现的。

三、叶的生长分化

叶原基是茎顶端周围分生组织分裂产生的。叶原基形成后，向长、宽、厚三个方向生长，但加厚生长开始得早，结束得也早，使得叶原基早期就成为扁平形。如果叶原基中大部分细胞是垂周分裂，叶原基则呈窄而长的形态；如果大部分细胞是平周分裂，叶原基则呈短而宽的形态。

在叶原基形成的初期，长度仅1 mm左右，整个叶片的细胞都具有分裂活性，随叶片的进一步发育，依植物种类不同，叶片细胞分裂局部或全部停止。单子叶植物的叶片细胞分裂从顶端逐渐停止，而叶基部的细胞具有较长时期的分裂能力；双子叶植物叶片细胞在成熟之前很早就停止了分裂。例如大豆的初生叶片在达到成熟叶面的五分之一左右时便停止了细胞分裂，叶片的80%生长量是由叶片细胞扩大生长形成的。幼叶片细胞排列紧密，随着叶片的发育，叶肉细胞比表皮细胞先停止生长，所以继续生长的表皮细胞将叶肉细胞拉开，使叶肉细胞之间形成了较大的间隙（如图8-15）。

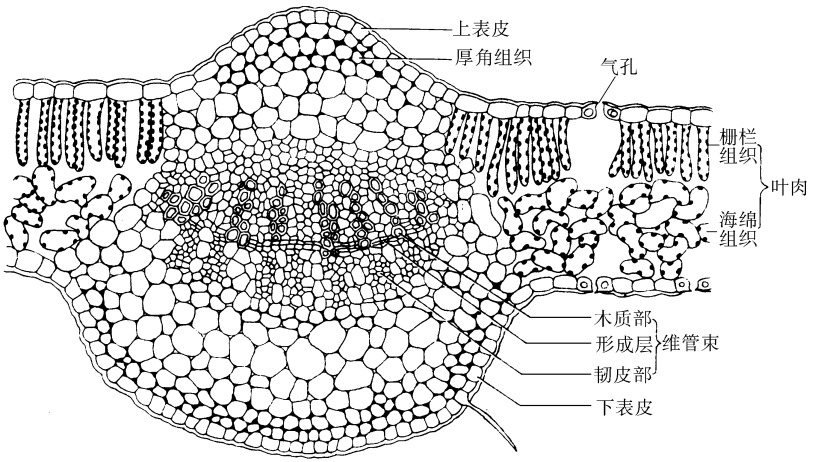


图8-15　双子叶植物叶片横切面

四、高等植物生长发育的特点

从种子萌发到幼苗形成后,植物便进入营养生长的旺盛时期。在农业生产上,不论是以营养器官为收获物,还是以繁殖器官为收获物,营养生长的好坏对产量都是至关重要的。为此,必须了解植物营养生长的特点,以便能更好地控制营养生长,为丰产创造条件。

(一) 植物生长的区域性

1 茎的顶端生长

茎的顶端生长锥是高等植物一切营养器官和生殖器官的发源地(如图 8-16)。营养体向生殖体的转变是在这里进行的,叶在茎上的排列顺序、花序的形状都是在生长锥中形成器官原基时就已经确定的。植株地上部分各生长区的分生组织都是由这里衍生出来的。茎的顶端生长,在进入穗或花分化之前,一般可以维持无限的生长,它在植株上占有最大优势,随时控制与调节着其他生长区(如在它下部的侧芽)的生长。

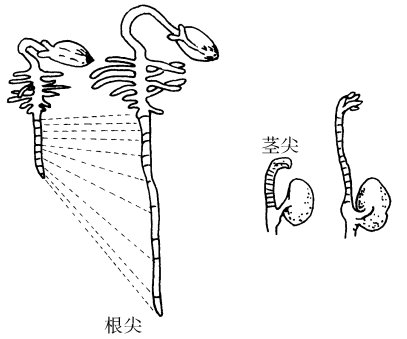


图 8-16 植物根尖(左)和茎尖(右)的生长区

2 根的顶端生长

根的顶端生长和茎的顶端生长不同,它不形成任何侧生器官,它多少也具有顶端生长优势,可以控制侧根的形成。一旦去掉根尖,可以从生长区域分化出更多的根来。

3 其他生长区

除了植物的顶端以外,植物体其他部位还分布着一些生长区,这些生长区通常处于潜伏或抑制状态,只有在适当时候或受到一定的刺激后才活跃起来。如稻、麦的茎节基部生长区,只有在拔节期才伸长生长,花生花柄只有在开花受精后才伸长生长将果实送入土壤中。它们不仅发源于顶端生长,而且也受顶端生长抑制。

(二) 植物生长的周期性

植物的器官或全株的生长速率随昼夜或季节发生着有规律的变化,这种现象称为植物生长的周期性。植物生长周期性的变化,与其内部因素和环境条件的变化关系密切。

1 生长的昼夜周期性

活跃生长的植物整株或器官,其生长速率有明显的昼夜周期性。其原因是影响植物生长的因素,如温度、湿度、光照以及植物体内的水分与营养供应,在一天中发生着有规律的变化。如越冬植物,白天的生长量通常大于夜间,因为冬季限制生长的主要因素是温度。水稻在昼夜温差大的地方栽种,不仅植株健壮,而且子粒充实,米质好,这是因为白天温度高,光照强,利于光合产物的形成、转化和运输,夜间温度低,呼吸消耗少,利于有机物质的积累。

2 生长的季节周期性

植物在一年中生长随季节的变化呈现一定的周期性，这种周期性是与温度、光照和水分等因素的季节性变化相适应的。春季日照延长，气温升高，植物的种子和芽萌发；夏季光照进一步延长，温度进一步升高，植物繁茂生长；秋季日照缩短，气温下降，叶片感受短日照的信号后，抑制生长的激素脱落酸含量增加，导致芽休眠，叶脱落。

3　植物生长大周期

植物的整株或器官在整个生长过程中，其生长速率都表现出“慢—快—慢”的基本规律，开始时生长慢，以后逐渐加快，到达最高点后，生长又减慢甚至停止，这种生长规律，称为生长大周期，用坐标系表示，呈S形曲线。

植物器官出现生长大周期的原因，可从细胞的生长情况来分析。器官生长过程中，初期以细胞分裂为主，细胞分裂是以原生质体量的增多为基础的，而原生质体的合成过程较慢，所以器官体积加大较慢。细胞转入伸长生长时期后，由于水分迅速进入，细胞的体积和质量显著增加，器官的生长速率也达到了最快时期。到后期细胞以分化成熟为主，体积增加不多，所以器官亦表现出生长又逐渐缓慢下来，最后停止（如图8–17）。植物叶片或果实等器官也都具有生长大周期的特性。

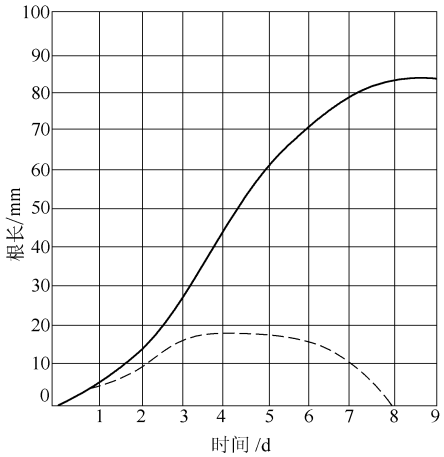


图8–17　蚕豆根的生长曲线
图中虚线为增长速率变化

植物整株生长过程中，也具有生长大周期。初期生长缓慢，是因为植株幼小，合成的物质少，以后因产生大量绿叶，进行光合作用，制造大量有机物质，干重急剧增加，生长加快。以后生长缓慢，是因为植物衰老，光合速率减慢，有机物质合成量少，植物干重的增加速率即减慢，同时，还有呼吸的消耗，最后干重不会增加，甚至减少。

了解植物或器官的生长大周期，具有重要实践意义。首先，由于植物生长是不可逆的，促进植株或器官生长，就必须在植株或器官生长最快的时期到来之前，及时地采取农业措施，加以促进或抑制，以控制植株或器官的生长量。如果生长大周期已经结束，才采取措施，往往收效甚微或不起作用。例如，在果树或茶树育苗时，要使苗生长健壮，就必须在果苗生长前期，加强水肥管理，使其形成大量枝叶，这样就能积累大量的光合产物，使树苗生长良好，如果在树苗生长后期才加强水肥管理，不仅效果小，而且会使生长期延长，枝条幼嫩，树苗抗寒力弱，易受冻害。禾谷类等作物，也应在前期加强水肥管理，否则会造成贪青晚熟，降低产量和品质。其次，应当注意到，在同一作物中不同器官生长大周期的进程是不一致的，因此在控制某一器官生长时，应考虑到对其他器官的影响。如控制小麦的拔节，推迟灌拔节水不能太晚，以免影响穗的生长和分化，造成穗小而减产。

（三）植物的独立性

植物的独立性主要表现在极性和再生两个方面。

1　极性

极性是指植物的器官、组织或细胞的形态学两端在生理上所具有的差异性（异质性）。例如，将柳树枝条挂在潮湿空气中，不管是正挂还是倒挂，形态学下端总是长根，上端总是长芽，而且越靠近形态学下端切口处根越长，越靠近形态学上端切口处芽越长（如图 8-18）。这种茎的形态学上端只生芽，形态学下端只生根的现象，就是茎的极性的明显例证。极性产生的原因，目前认为与生长素在茎中的极性传导有关，生长素在茎中是由形态学的上端向下端传导，所以在下端积累了较高浓度的生长素，因此，诱导形态学下端愈伤组织的形成和根的分化，而生长素浓度较低的形态学上端则利于芽的萌发。

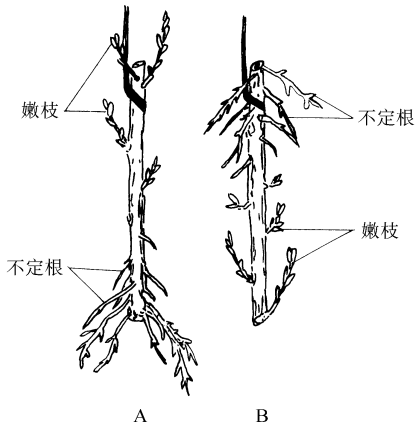


图 8-18　柳枝的极性

A　柳枝形态学上端向上　B　柳枝形态学上端向下

2　再生作用

再生作用是指植物体离体部分具有恢复植物体其他部分的能力。再生作用是植物营养繁殖的依据，生产上进行扦插繁殖就是利用植物的再生能力。如甘薯插蔓和嫁接、压条等，葡萄、茶、柳、杨和月季花等扦插繁殖等，都是利用植物的再生能力，而在扦插时要注意枝条和块根的极性。植物组织培养也是利用了植物的再生能力。

（四）生长的有限性与无限性

植物的组织、器官长到一定大小后就停止生长发育，然后衰老、死亡，这种现象称为植物生长的有限性。如植物的叶片、花、果实等器官，是典型的有限生长器官。而植物的根、茎等器官，具有潜在的无限生长习性。如乔木，只要环境条件适宜，根、茎可以无限地生长，形成庞大的根系和树冠，就是千年的古树也可以繁茂生长，长出新根和新枝，这种现象称为植物生长的无限性。

（五）植物的一年生和多年生习性

高等植物有单次结实性和多次结实性之分，许多植物种子在春天萌发，夏、秋开花结实，冬季到来之前死亡。这类植物一生只开一次花，在一年内完成生活史，称为一年生植物。如水稻、花生、大豆，及许多草本的花卉，如石竹、牵牛花等。油菜、萝卜和甜菜等是典型的二年生植物，头年播种出苗进行营养生长，第二年抽薹开花形成果实、种子，最后死亡。

许多果树等木本植物，具有多次结实习性，在每次开花结实时，仍然保留着大量的营养枝，继续生长，这类植物生活多年，一年多次生长，一生一次开花（如竹子）或多次开花，称为多年生植物。

阅读材料 8-3 植物的组织培养

植物组织培养是指在无菌条件下，在人工控制的培养基上将植物的离体器官、组织或细胞培养发育再生成完整植株的技术。用于离体培养进行无性繁殖的各种植物材料称为外植体。根据

外植体的种类，又可将组织培养分为器官培养、组织培养、胚胎培养、细胞培养以及原生质培养等（如图 8－19）。

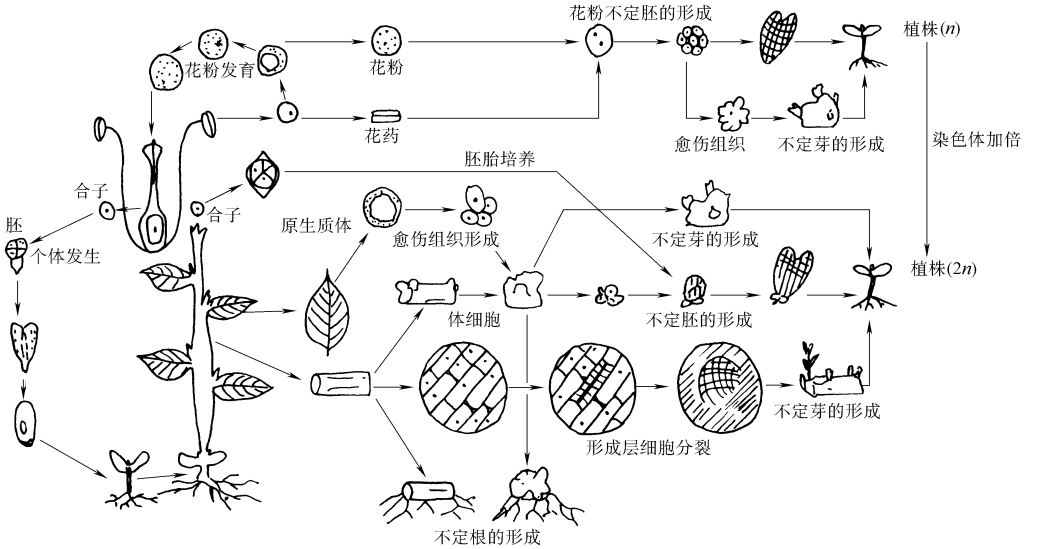


图 8－19　由高等植物的细胞、组织和器官培养成植株的过程

植物组织培养是建立在植物细胞全能性的理论基础上的。植物细胞的全能性是指植物的每个具有核的细胞都具备母体的全部基因，在适宜条件下，表现有分化、发育成完整的植物个体的潜在能力。

组织培养的培养基含有外植体生长所需的营养物质，是组织培养中外植体赖以生存和发展的基地，一般由五类物质组成：无机营养、碳源（1%～4%蔗糖）、维生素（B_1，B_6，烟酸和肌醇）、生长调节剂（2,4－D 或 NAA，6－BA 等）及有机附加物（甘氨酸、酵母液等）。培养基配好后，必须进行高压消毒灭菌。外植体也要用 $HgCl_2$ 或 H_2O_2 等消毒剂处理，然后在无菌条件下接种在培养基上，在一定光、温（一般 25～30 ℃）条件下培养。

随着近年来组织培养的飞跃发展，其在农学、园艺、林业等生产领域中广泛应用。主要有以下几方面：

（一）快速繁殖优良植物株系

在观赏植物、农作物及药用植物中某些优良品种的快速繁殖及引进新品种的推广中，多采用组织培养的方法，如观赏植物（如蝴蝶兰、君子兰等名贵兰花品种）和药用植物，名、优、新、稀、特果树，蔬菜和植物资源的试管苗的规模生产。

（二）获得无病毒植株

果树、观赏植物及农作物中有许多是带有病毒的，由于病毒是通过维管束传导的，茎尖分生组织进行离体培养，再生新植株有可能脱毒，从而获得无病毒苗。例如，马铃薯、苹果和柑橘茎尖脱毒培养提高了早期丰产性，利用香石竹、郁金香、大丽花和菊花等花卉茎尖培育出的无毒苗，解

决了这些花卉品质退化的问题。

(三) 保存种质资源

目前,世界种质资源日益减少,大量有用的基因不断损失。应用组织和细胞培养、低温保存种质等,给保存和抢救有用基因带来希望。特别是在挽救珍稀、濒危植物方面,具有积极的意义。

(四) 次生代谢产物生产上的应用

许多植物可为人类提供天然有机化合物,如香料、药物和生物碱等,这些物质大都在细胞中合成。利用植物组织或细胞进行大规模培养,工厂化生产,比人工化学合成更经济。例如鱼藤酮、哈尔明、人参、甘草甜素、尼古丁、薯芋、皂甙元素、维生素、色素和食品乳剂等。有些产品甚至可超过整体植株水平。

(五) 遗传育种

利用原生质体培养、体细胞杂交和胚胎培养等技术,可克服杂交不育和远缘杂交中的胚败育,培养再生植株、创造植物新品种,从而显著缩短育种时间,并简化选育手续。目前,国内外在这方面进展很快并且应用广泛。

第三节 植物生长的相关性

高等植物是多细胞、多器官的有机体,各个器官既精细分工,又是一个完整的统一体,各部分之间存在着相互依存和相互制约的关系,这种相互制约与协调的现象,称为相关性。不同器官之间的相关性,是通过体内的营养物质和信息物质传递或竞争来实现的。

一、地上部分与地下部分的相关性

(一) 相关的基础

农业生产上常说"根深叶茂,本固枝荣","育苗先育根"和"哪边树叶旺,哪边根就壮"等农谚,这是什么道理呢?植物的地上部分与地下部分虽然处在不同的环境中,但两者之间通过体内的维管束紧密联系,进行着物质、能量与信息的交换。地上部分的生长,需要地下部分的根系提供水分、矿物质及根中合成的植物激素 (CTK,GA 和 ABA) 、氨基酸等。而地下部分的生长则靠地上部分茎、叶提供光合产物、生长素和维生素等。通过这些物质的相互交流,使根、茎、叶分别获得了自己生长所必需的物质,因而能正常生长。

(二) 根冠比及其调节

植物的地上部分与地下部分的相关性常用根冠比 (R/T) 作为指标来衡量。R/T 是指植物地下部分与地上部分重量之比 (根干重或鲜重/茎、叶干重或鲜重) ,它是植物生长健壮状况的一个重要指标。不同物种有不同的 R/T,同一物种在不同的生长发育时期 R/T 也有变化。一般草

本植物，苗期 R/T 大于1，中期等于1，发育后期小于1。但甘蓝、甜菜和胡萝卜等以收获地下变态根为主的农作物，到发育后期，因大量有机养料输送到贮藏根中，R/T 反而增高，收获期可达到2以上。多年生植物的 R/T 还有明显的季节变化，如观赏树木的根与茎、叶就有交替生长的特性。

根冠比的大小，常受多种外界因素的影响，调节 R/T 可以从以下几个方面考虑。

1　土壤水分状况

土壤有效水的供应量直接影响枝叶的生长。土壤水分充足时，能促进地上部生长，消耗有机养料多而向地下部分输送的养料少，必然削弱根系生长。另外，土壤水分多，易导致土壤通气不良，根系生长不好，因此，水多时 R/T 减小。干旱时，由于根系生长在土壤中，水分状况好于地上部，生长正常或受阻较小；地上部分因缺水生长受阻，光合产物向根输出相对较多，促进了根系生长，因此，R/T 变大。生产中，玉米苗期控水“蹲苗”，水稻苗期适当落干“烤田”的目的，都是通过控制水分起到促根壮苗的作用。

2　矿质营养

矿质营养中以 N，P 对根冠比影响最大。供 N 充足，蛋白质合成旺盛，有利于枝叶生长，R/T 变小；供 N 不足，明显抑制地上部生长，而根系受抑制程度小，R/T 变大。根分枝多，分生组织细胞分裂时，核酸迅速增加，需 P 较多，另外，P 也有利于有机物质的运输，使根得到的糖类多。所以多施 P 肥有利于 R/T 变大，P 供应不足时 R/T 变小。

3　光照

弱光或田间郁蔽、相互遮荫，会导致作物的节间伸长，地上部生长量大，而地下部得到的有机养料少，使 R/T 变小；强光对植物的生长有抑制作用，使作物地上部矮壮，而地下部得到的养料多，使 R/T 变大。

4　温度

通常根部的活动与生长的最适温度略低于地上部分，故在气温低的秋末至早春，不利于冠部生长，R/T 变大；但当气温高时，利于地上部分生长，使 R/T 变小。

5　修剪或深锄等农业措施

果树修剪与整枝是调节树体 R/T、改善营养状况的主要措施。剪去部分枝叶和芽后，先使 R/T 变大，然而其后效应是降低 R/T。这是因为修剪和整枝刺激了侧芽和侧枝的生长，使大部分光合产物或贮藏物用于新梢生长，削弱了对根系的供应。另一方面，因地上部分减少，留下的叶与芽从根系得到的水分和矿质（特别是氮素）相应地增加，因此地上部分生长要优于地下部分的生长。在作物栽培实践中，中耕与移栽对植株的 R/T 也会产生显著影响。中耕可使部分根系受损，使 R/T 变小，并暂时抑制了地上部分的生长。但由于根系受损后地上部分对根系的供应正常进行，加之中耕后土壤通气良好，这就为根系生长创造了良好的条件，促进了侧根与新根的生长，因此其后效应是 R/T 变大。

6　植物生长物质

给作物喷施 CTK，GA 和 NAA 等生长物质，可促进茎、叶生长，使 R/T 变小；喷施矮壮素、多效唑等生长延缓剂后，可有效地控制地上部生长，使 R/T 变大。

二、主茎与分枝、主根与侧根的相关性

(一) 顶端优势与先端优势

顶端优势是指植物主茎的顶芽生长快,抑制腋芽或侧芽生长,主茎生长占优势的现象。顶端优势现象在植物界普遍存在,但不同植物的表现不同,有些植物的顶端优势非常明显,如树木中的雪松、龙柏和各种杉树等。草本植物中的向日葵、烟草、黄麻、高粱和玉米等顶端优势都很强,去掉顶端优势,能促进侧枝的迅速生长。而小麦、水稻等作物在分蘖期顶端优势弱,分蘖节可产生多次分蘖,进入拔节后,顶端优势增强,主茎迅速生长,顶芽分化成穗后,顶端优势减弱。一些木本植物如柑橘、枇杷等,幼龄阶段顶端优势明显,但树冠形成后,顶端优势弱,侧枝向外伸展,树冠变为圆形。一般单轴分枝的植物顶端优势强,合轴分枝的植物顶端优势弱。

植物根系的生长也表现出顶端优势。双子叶植物的直根系顶端优势明显,若截断主根,则促进侧根大量形成。但单子叶植物的须根系则基本上不存在顶端优势。

先端优势指的是植物主茎顶芽不抑制侧枝生长,但是所有枝条的顶芽(或新梢梢尖)抑制本枝条下部芽生长的现象。最明显的是梨、桃和苹果等果树,虽无明显的顶端优势,但是,一年生枝条只在尖端长出少数生长旺盛的新枝,下部光秃或形成少量短枝,主枝自然显现出层状排列,进而导致树冠表现出很强的层性,这就是成层现象。果树栽培上常利用先端优势和成层现象进行整枝和修剪。

(二) 顶端优势产生的原因

顶端优势(包括先端优势)现象与内源激素和营养物质的供应有关。

以向日葵或蚕豆为材料试验,正常植株在主茎顶芽存在时,侧芽不会萌发,若去掉顶芽,则侧芽就会萌发并长成分枝,若去掉顶芽后在茎上端放上含有 IAA 的琼脂小块,则侧芽也不会萌发,仍可维持顶端优势(如图 8-20)。这是由于顶芽形成的 IAA,通过极性传导运至侧芽,而侧芽对 IAA 敏感,因而生长受抑制,离顶芽越近,IAA 浓度越高,抑制作用越明显。顶端优势产生的第

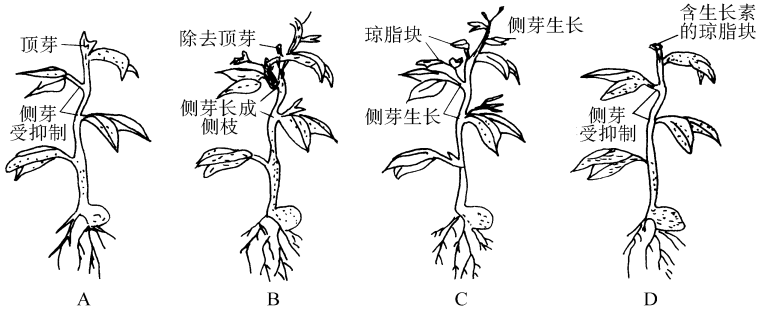


图 8-20　顶端优势示意图

A　顶芽抑制侧芽生长　B　去顶芽,侧芽生长形成侧枝　C　去顶芽处放置琼脂块,侧芽生长

D　去顶芽处放置含生长素的琼脂块,抑制侧芽生长

二个原因可以从营养物质考虑,由于侧芽与主茎之间没有维管束的直接连接,侧芽处于有机物质运输的主流之外,缺乏足够的养料供应;而顶芽则恰好相反,与茎的输导组织紧密相连,除优先得到养料外,得到的养料数量也多,因而成为生长中心。

(三) 顶端优势在生产上的应用

农林生产中,根据不同的生产目的,有时需要利用和保持顶端优势。如用材树木,需经常修剪萌发的侧枝,使主干强壮、挺直;烟草、向日葵和麻类等也要不断去掉腋芽,以保持顶端生长。有时则需要打破顶端优势,促进侧枝萌发。如果树、园林观赏树木的整形修剪,促其形成理想的树冠;棉花打顶,瓜类摘蔓,可调节营养生长,合理分配营养;花卉打顶去蕾,可控制花的数量和大小;绿篱修剪可促进侧芽生长,形成密集灌木丛状;茶树栽培中人为地弯下主枝,可促进更多的侧枝萌发;苗木移栽时的伤根和断根,可促进侧根生长;中耕除草松土,挖断了侧根,去掉了侧根的顶端优势,利于侧根上再分化侧根,形成宠大的根系。

三、营养生长与生殖生长的相关性

(一) 营养生长与生殖生长

在种子植物的生活周期中,营养生长和生殖生长是两个不同的阶段,但是两者不能截然分开。例如小麦、水稻等禾谷类作物从萌芽到分蘖是营养生长,从拔节前到开花是营养生长与生殖生长并进时期,而从开花到成熟是生殖生长;棉花从萌芽到现蕾是营养生长,从现蕾至结铃吐絮则一直处于营养生长和生殖生长并进阶段;多年生木本果树从种子萌发或嫁接成活到花芽分化之前为营养生长期,此后即进入营养生长和生殖生长并进阶段,而且可持续很多年。

(二) 营养生长与生殖生长的关系

植物的营养生长与生殖生长之间表现出相互依赖与相互制约的关系。

1. 依赖关系

营养生长是生殖生长的基础,生殖生长是营养生长的必然结果。花芽必须在一定的营养生长的基础上才分化。生殖器官生长所需要的养料,大部分是由营养器官供应的,营养器官生长不好,生殖器官的发育就差。营养生长和生殖生长基本是统一的。

2. 制约关系

当肥水供应过多时,营养生长过旺,养料消耗多,会推迟向生殖生长的转化或导致落花落果。生殖器官出现后,体内养分主要运往生殖器官,会对营养器官的生长产生抑制作用,并加速营养器官的衰老或死亡。果树生产上出现的大小年现象,是营养生长和生殖生长关系的典型例子。当大年时,果树结实过多,养料大量消耗于果实上,削弱了当年枝叶的生长,使枝条中贮备的养料不足,降低7—8月间的花芽分化率,致使第二年花、果减少,坐果率低,造成产量上的小年。小年间,由于花、果少,使树体积累养料多,促使结果母枝数量增加,花芽多而饱满,使翌年又形成大年。这样周而复始,使果树产量不稳定。

小麦、水稻前期肥水过多,造成茎、叶徒长,就会延缓幼穗分化过程,增加空瘪粒,后期肥水过

多,则造成贪青晚熟,严重影响粒重;又如棉花、花卉等枝叶徒长,往往不能正常开花、结实,甚至造成严重的落花落果;竹子的营养生长可维持几十年,但一旦开花,往往因旺盛的结实,造成全片竹林枯萎死亡。这些都是营养生长与生殖生长不协调的典型表现。

在生产上,适当供应水、肥,合理修剪或适当疏花、疏果能克服以上现象。对于以营养器官为收获物的植物,如茶树、桑树、麻类及蔬菜中的叶菜类,则可通过供应充足的水分、增施氮肥、摘除花或花芽和修剪等措施来控制生殖器官的生长。

第四节 影响植物生长的环境因素及其调控

植物的生长既受其内部因素(包括基因、激素和营养等)的控制,又受外界环境条件的影响,是植物体内、外因协调作用的结果。在自然条件下,影响植物生长的外界环境条件主要包括温度、光照、水分及矿质营养。

一、温度

由于温度能影响植物的光合、呼吸、对矿质和水分的吸收、有机物质合成与运输等代谢功能,所以也影响细胞的分裂、伸长、分化以及生长。植物生长有一定的温度范围,生长温度最低与最高点一般可相差35 ℃左右,不同植物生长要求的温度三基点不同,一般原产热带和亚热带植物,温度三基点较高,分别为10 ℃,30~35 ℃和45 ℃左右;起源于温带的植物,生长温度三基点稍低,分别为5 ℃,25~30 ℃和35~40 ℃左右;起源于寒带的植物,生长温度三基点更低,如北极的植物在0 ℃以下仍能生长,最适温度一般不超过10 ℃。对农作物而言,夏季作物的生长温度三基点较高,而冬季作物则较低(如表8-4)。同一植物的不同器官,不同的生育时期,生长温度的三基点也不一样,例如根系能活跃生长的温度范围一般低于地上部分。

表8-4 几种作物生长温度的三基点

作 物	最低温度/℃	最适温度/℃	最高温度/℃
水稻	10~12	30~32	40~44
小麦	0~5	25~30	31~37
大麦	0~5	25~30	31~37
向日葵	5~10	31~35	37~44
玉米	5~10	27~33	40~50
大豆	10~12	27~33	33~40
南瓜	10~15	37~40	44~50
棉花	15~18	25~30	31~38
白菜	5~10	10~22	25~30
辣椒	10~15	20~30	34~40
西瓜	10~15	29~31	38~40

生长温度的最低点要高于生存温度的最低点，生长温度最高点要低于生存温度的最高点（如图8-21）。生长的最适温度一般是指生长最快时的温度，但不一定是生长最健壮时的温度。能使植株生长最健壮的温度，称为协调最适温度，通常要比生长最适温度低。这是因为细胞伸长过快时，物质消耗也快，其他代谢如细胞壁的纤维素沉积、细胞后含物的积累等就不能与细胞伸长相协调地进行。

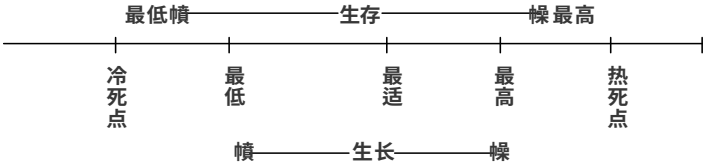


图8-21　生长的温度三基点与生存的最低、最高点的关系

人工气候室的实验资料证明，在白天温度较高，夜晚温度较低的周期变化中，植物的营养生长最好。如番茄植株在日温为26 ℃，夜温为20 ℃的昼高夜低的温差下，比昼夜25 ℃恒温条件下生长得更快。在自然条件下，也具有日温较高和夜温较低的周期变化（如图8-22）。植物对这种昼夜温度周期性变化的反应，称为生长的温周期现象。

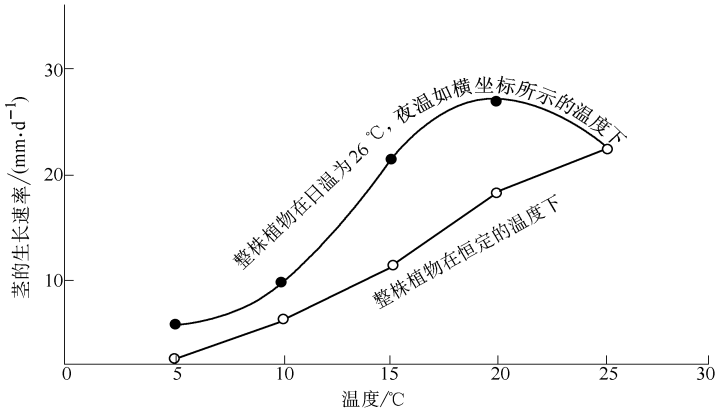


图8-22　降低夜温对番茄生长的影响

日温较高，夜温较低促进植物营养生长的原因，主要是白天温度较高，在强光下有利于光合速率的提高，为生长提供了充分的物质；夜温降低，可减少呼吸作用对有机物质的消耗。此外，较低的夜温有利于根的生长和细胞分裂素的合成，因而也提高了整株植物的生长速率。在温室或大棚栽培中，要注意改变昼夜温度，使植物健壮生长。

二、光

光对植物的生长有直接和间接两种作用。

直接作用主要表现在强光中紫外线较多，能抑制淀粉酶的活性，同时强光使IAA氧化酶活性提高，对IAA有破坏作用，致使细胞伸长受阻，植株节间短，株高降低，叶片小而厚，株型紧凑，根条数多，根系发达。高山植物一般比平原植物生长矮小的现象就是最好的例证。弱光有利于细胞伸长，致使植株分化推迟，纤维素少，细胞壁薄，节间伸长，株高增加，叶色浅，叶片大而薄，根系发育不良，植株柔弱，易徒长倒伏，抗逆性降低。而黑暗条件下，植株细长，顶端弯曲，叶小不展开，呈鳞片状，细胞大而壁薄，植株多汁，茎、叶呈黄白色，故称黄化苗（如图8－23）。黑暗条件下栽培的韭黄、蒜黄，纤维素含量极低，鲜嫩多汁，通称黄化栽培。

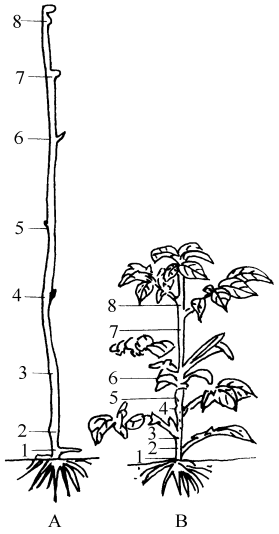


图8－23　马铃薯的幼苗
A. 黑暗中生长的幼苗　B. 光下生长的幼苗
1～8　茎上的节顺序
（引自潘瑞炽）

光对植物的直接作用还表现为光的范型效应，即光照对植物的高矮、株型、叶片大小、颜色以及生长特性的影响作用。光范型效应是一种低能反应，只需曝光很短时间便可发生作用，例如，黑暗中生长的豌豆黄化幼苗，每昼夜只需曝光5～10 min，即使光源很弱，也足以使黄化幼苗转变成正常苗。实验发现，使黄化幼苗转变为正常苗最为有效的光为红光（660 nm），而远红光（730 nm）能逆转红光的效应，使幼苗保持为黄化芽，红光又可逆转远红光的效应，如此相互逆转。现在已知，红光影响植物形态也是通过光敏素而起作用的。

光对生长的间接作用主要表现在光是光合作用的启动者，为生长提供能量和有机物质；光照也可加快蒸腾作用，有利于物质运输，促进生长；光照还通过光敏素影响植物的成花，通过内源激素的合成影响植物的生长或休眠等，以上问题在其他章节中已有详述。

三、水分

植物的生长对水分供应最为敏感。原生质的代谢活动，细胞的分裂、生长与分化等都必须在细胞水分接近饱和的情况下才能顺利进行。由于细胞的扩大生长较细胞分裂更易受细胞含水量的影响，且在相对含水量稍低于饱和时就不能进行，因此，供水不足时，植株的体积增长会提早停止。在生产上，为使稻、麦抗倒伏，最基本的措施就是控制第一、二节间伸长期的水分供应，以防止基部节间的过度伸长。水分亏缺还会影响呼吸作用和光合作用等（详见水分代谢、呼吸作用与光合作用等章节）。

四、矿质元素

土壤中含有植物生长必需的矿质元素。这些元素中有些属原生质的基本成分，有些是酶的组成或活化剂，有些能调节原生质膜透性，并参与缓冲体系以及维持细胞的渗透势。植物缺乏这

些元素便会引起生理失调,影响生长发育,并出现特定的缺素症状。另外,土壤中还存在许多有益元素和有毒元素。有益元素促进植物生长,有毒元素则抑制植物生长(详见植物矿质与氮素营养一章)。

五、植物激素

激素对植物生长的调节作用十分显著。如 GA 能促进茎的伸长生长而被广泛地用于杂交水稻制种生产中,在抽穗前喷施 GA_3 可促进父、母本穗颈节的伸长,便于亲本间传粉,提高制种产量。而植物生长调节剂矮壮素物质,能明显地抑制茎节的伸长生长,促进植株矮化。

六、机械刺激

机械刺激是植物生活环境中广泛存在的一种物理因子,刺激的方式包括风、机械、动物及植物的摩擦、降雨、冰雹对茎叶的冲击、土壤颗粒对根的阻力以及摇晃、震动等。植物的生长发育受机械刺激的调节。例如,用布条、木棍等刺激番茄幼苗,能使番茄株高降低,节间变短,R/T 增大;用震动刺激黄瓜幼苗,不但株高降低,而且瓜数和瓜重增加;冰稻、大麦和玉米等幼苗感受到机械刺激后,株高也显著降低。田间的植株要比温室或塑料大棚中的植株长的矮壮,其原因之一是田间的植株常受到由风、雨造成的机械刺激。机械刺激影响植株生长发育的现象,称为植物的接触形态建成。

关于接触形态建成的生理机制,一般认为,机械刺激能使植株产生动作电波,动作电波因能影响质膜透性、物质运输、激素平衡(通常是 ETH 增加,IAA 和 GA 活性下降)以及某些基因的活化,从而对植物的生长发育产生影响。

机械刺激能使植株矮化和生长健壮的效应,现已开始用于作物的育苗,如对苗床幼苗用棍棒定时扫荡,培苗密度可以加大而不致徒长;用手捏破植物嫩茎可使茎秆矮化,节间缩短。

植物的生长是一个非常复杂的过程,影响生长的光照、温度和水分等环境条件对植物的生长除有单独效应外,也有相互影响和交叉作用。农业生产措施的运用,就是根据作物生长发育的特点和规律,抓住主要矛盾,促使种苗早发,形成合理健壮的植株,为生殖生长搭好丰产架子。

第五节　植物的运动

许多低等植物如细菌和藻类等,能像动物一样自由地整体移动。而高等植物的整体是不能移动的,但也可在细胞或器官水平上运动,发生位置和方向的改变,以避开不利环境,充分利用有利条件而生存。植物的这种发生位置和方向的改变过程,称为植物的运动。植物的运动按其与外界刺激的关系可分为向性运动和感性运动,按其运动的机制可分为生长运动和膨胀运动。

一、向性运动

向性运动指植物器官因环境因素的单方向刺激所引起的定向运动。按照刺激的因素不同，可将向性运动分为向光性、向重力性、向化性和向水性等。将对着刺激方向的运动称为正运动，背着刺激方向的运动称为负运动。

所有的向性运动都是生长运动，都是由于器官不均等生长所引起的。

(一) 向光性

植物器官因受单向光照射而引起生长弯曲的现象称为向光性。如向日葵、棉花、花生和大豆等植物，顶端能随着日光而转动；高大乔木树冠下生长的小乔木或灌木，其树冠朝着能见到太阳的一方倾斜；某些在室内生长的植物，叶片朝向阳光照射的窗口；阳台上栽培的苏铁长期不搬动，则整个茎叶向光源弯曲。植物各部分的向光性表现不同，茎、叶向光生长称为正向光性；植物的根是背光生长的，称为负向光性；器官生长方向保持与光照方向垂直的能力，称为横向光性，如叶片通过叶柄的扭转使其处于对光线适合的位置的特性。

向光性对植物很有利，因为茎、叶向光源生长可以使叶充分接受阳光，更好地进行光合作用，制造有机物质。

在各种光波中，对向光性起主要作用的光是 420～480 nm 的蓝光，其峰值在 445 nm 左右，其次是 360～380 nm 的紫外光，峰值约 370 nm 处。

向光性的原因，传统的观点认为与 IAA 的分布有关，在单向光下，茎尖向光一边 IAA 少，背光一边 IAA 多，而且 IAA 对植物生长有双重作用。因此，背光的一面茎的生长比向光一面的生长快，茎就朝向光而弯曲生长。

(二) 向重力性

植物感受重力的刺激，在重力方向上发生生长反应的现象，称为向重力性。生长在地球上的植物，总是受到地心引力的影响，无论将萌发的种子放在什么位置，植物的根系总是顺着重力方向生长，这是正重力性；茎朝上生长，这是负向重力性。

植物根的正向重力性，使根系能深入土壤，从土壤中吸收水分和无机盐，并使植物固定在土壤中。

重力感受的部位仅限于根冠、茎端的幼嫩部位和禾本科植物的节间等。禾本科植物倒伏后，能再直立起来，这是因为茎秆有负向重力性的缘故，可以降低因倒伏而引起的减产。

植物向重力性生长的生长素学说认为，对重力敏感的器官内 IAA 不对称分布引起器官两侧差异生长。IAA 是植物的重力效应物，在平放的根、茎内，由于向地一侧 IAA 浓度过高而抑制根的下侧生长，以致根向地弯曲；促进茎的下侧生长，茎便向上弯曲。

(三) 向水性及向化性

当土壤干燥且水分分布不均匀时，根总是趋向较潮湿的地方生长，这是向水性。根还朝着肥料较多的地方生长，这是向化性。由于根具有这些向性，所以能用水、肥等条件来影响根的生长。

例如，蹲苗时，适当限制土壤水分的供应可使根系深扎，就是利用向水性的结果。

花粉管也具有向化性。当花粉粒落到柱头上以后，花柱中的化学物质，如 Ca^{2+} 和 IAA 等存在一定的浓度梯度，引导花粉管向着胚珠生长，花粉管就能顺利地进入胚囊，这可以用花粉粒培养来证明，如将一块子房组织放在花粉粒的培养基上，在显微镜下，可看到花粉管是朝着子房组织的方向生长的。

二、感性运动

植物的感性运动也是对环境刺激的反应，与向性运动不同的是它与刺激的方向无关，多数是在特殊结构部位，细胞膨压发生变化，属于膨压运动，但也有生长运动。按刺激的性质，感性运动可分为感震性、感夜性和感温性。

(一) 感震性

感震性是由机械刺激引起的运动，最常见的是含羞草叶片的运动。在感受轻微刺激的几秒钟内，叶枕和小叶基部细胞膨压变化，使叶柄下垂，小叶依次合拢。刺激含羞草的小叶时，发生运动的部位是叶柄基部的叶枕，其间必定经过一段距离的信号传递，一种学说认为是由电信号的传递，诱发了感震性运动；而另一种学说认为，信号为化学物质。两者都有些证据。现已清楚，含羞草的小叶和捕虫植物的触毛接受刺激后，其中感受刺激的细胞的膜透性和膜内外的离子浓度会发生瞬间改变，即引起膜电位的变化。感受细胞的膜电位的变化还会引起邻近细胞膜电位的变化，从而引起动作电位的传递，当其传至动作部位后，使动作部位细胞膜的透性和离子浓度改变，从而造成膨压变化，引起感震运动。

(二) 感夜性

感夜性运动主要是由昼夜光暗变化引起的叶片的复合运动。一些豆科植物，如大豆、花生、合欢和酢浆草的叶子，白天叶片张开，夜间合拢或下垂，是叶柄基部叶枕的细胞发生周期性的膨压变化所致。如合欢的叶片是二回偶数羽状复叶，它有两种运动方式，一是复叶的上（昼）下（夜）运动（如图 8－24）。在叶枕和小叶基部上下两侧，其细胞的体积、细胞壁的厚薄和细胞间隙的大小都不同。当细胞质膜和液泡膜因感受光的刺激而改变其透性时，两侧细胞的膨压变化也不相同，使叶柄或小叶朝一定方向发生弯曲。白天，叶基部上侧细胞吸水，膨压增大，小叶平展；而晚上，上侧细胞失水，膨压降低，小叶上举。

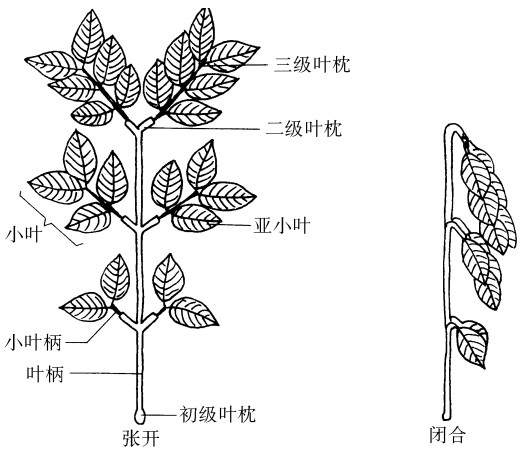


图 8－24　合欢叶片的昼开夜合

此外,三叶草和酢浆草的花以及许多菊科植物的花序昼开夜闭,月亮花、甘薯和烟草等花的昼闭夜开,也是由光引起的感夜运动。

感夜运动可以作为判断一些植物生长健壮与否的指标。如花生叶片的感夜运动很灵敏,健壮的植株一到傍晚小叶就合拢,而当植株有病或条件不适宜时,叶片的感夜性就表现得很迟钝。

㈢ 感温性

由温度变化引起器官两侧不均匀生长的运动称感温性。如郁金香和番红花的花,通常在白天温度升高时,花瓣的内侧生长多,而外侧生长很少,花朵开放 夜晚温度低时,花瓣外侧生长而使花闭合。这样,随每天内、外侧的昼夜生长,花朵增大,适合的温差约10 ℃左右,光对其影响很小,主要是花瓣上、下表面对温度的反应不同而引起的差异生长。

了解感性运动对生产有一定的意义。如水稻常规杂交制种进行人工授粉时,用温汤浸花,一方面可杀死雄蕊,另一方面也可刺激鳞片吸水膨胀,使内外颖开放。事先用黑罩套在穗上遮光,可控制花的开放。

三、生物钟

20 世纪 30 年代初期,邦宁和斯特恩发现菜豆叶片在白天呈水平状、晚上呈下垂状的“就眠运动”,即使在外界连续光照或连续黑暗以及恒温条件下,菜豆叶片仍能在较长的时间中保持那样的周期性变化,首先确认它是一种内源性节奏现象。由于这种生命活动的内源性节奏的周期是在 20～28 h 之间,接近 24 h,因此称为近似昼夜节奏,亦称生物钟或生理钟。

近似昼夜节奏的现象在生物界中广泛存在,从单细胞到多细胞生物,包括植物和动物。植物方面的例子很多,如小球藻的细胞分裂,膝间藻的发光现象,许多种藻类和真菌的孢子成熟和散放,高等植物的花朵开放、叶片运动、气孔开闭、蒸腾作用、伤流液的流量和其中氨基酸的浓度和成分、胚芽鞘的生长速率等。离体组织也有节奏表现,如在植物组织培养中可观察到培养物膨压和生长速率的内在性昼夜变化。

生物钟具有明显的生态学意义,如有的植物在清晨开放,有的在傍晚开放,分别为白天和晚上运动的昆虫提供花蜜,昆虫同时也帮花传了粉。菜豆等豆科植物叶片的“就眠运动”使叶片在白天呈水平状,有利于吸收光能进行光合作用。有的藻类只在同一天同一时间释放雌、雄配子,这样就增加了交配的机会。

小 结

植物的生长是植物在体积、质量和数目等形态指标方面量的变化,植物分化是指植物细胞在结构、功能和生理、生化性质方面发生的质的变化,植物发育则是植物生长和分化的总和,是植物生长分化的动态过程。

休眠是植物的一个重要的适应现象。休眠有两种类型:一种是植物自身内在的生理原因造

成的生理休眠或深休眠,另一种是外界条件引起的强迫休眠。在生产上经常要求人为破除或延长种子或延存器官的休眠。

种子植物的一生从种子萌发开始,到种子成熟为止。植物种子由胚、胚乳和种皮构成,在足够的水分、适宜的温度、丰富的氧气和适宜光照等环境条件诱导下开始萌发,经过吸涨、萌动和出苗,贮藏物质代谢、胚细胞恢复分裂和生长,最后形成具备根、茎、叶形态的植物幼苗。植物种子萌发有子叶出土萌发和子叶留土萌发两种形式。

植物营养体的生长分化是典型的顶端生长模式,由根尖生长分化和茎尖生长分化构成。根据尖端的发育状态,根尖可分为根冠、分生区、伸长区和成熟区(根毛区),茎尖分为分生区、伸长区和成熟区。由于尖端细胞的分化分裂和增殖分裂,使根、茎分别形成其初生结构和次生结构,导致植物的纵向生长和横向加粗生长。叶原基由顶端分生组织分裂产生。

高等植物的生长发育具有明显的区域性、周期性、独立性、有限性与无限性等特点,并且受内在因素的控制和温度、水分、光照、矿质营养等外界条件的影响。植物的各部分之间的生长有相关性,可分为地上部分和地下部分相关、主茎与分枝相关及营养器官与生殖器官相关等。

高等植物的运动可分为向性运动和感性运动。向性(向光性、向重力性等)运动是受外界单向刺激引起的定向运动,是生长性运动。感性运动与外界刺激和内部节奏有关,运动方向与刺激方向无关,有些是生长性运动,有些是紧张性运动。

重要概念

生长　分化　发育　萌发　植物的生活史　休眠　极性　种子活力　种子寿命　相关性　根冠比　再生作用　温周期现象　协调最适温度　向光性　感性运动　光形态建成　光范性作用　细胞的全能性　植物生长的有限性　一年生植物　黄化栽培

复习思考题

1　什么叫休眠?植物休眠有何生物学意义?

2　种子休眠的原因有哪些?怎样打破种子休眠?

3　试述种子萌发的过程。萌发时种子内部发生了什么样的生理、生化变化?

4　种子萌发需要什么样的外界条件?生产上应采取什么样的措施才能做到一播全苗,苗匀苗壮?

5　说明芽休眠的原因,怎样解除芽休眠?

6　简述根、茎、叶的分化特点。

7.　举例说明植物生长的有限性和无限性。

8　什么叫生长周期?生长周期规律对农业生产有什么指导意义?

9. 什么叫顶端优势？解释产生顶端优势的原因。生产上是如何应用顶端优势原理的？
10. 怎样运用营养生长和生殖生长相关性的原理为农林生产服务？
11. 什么叫极性现象？如何运用极性现象为农林生产服务？
12. 请用根冠比理论解释下列现象：
(1) N 肥施用过多，降低 R/T；
(2) 高密度栽培植物，降低 R/T；
(3) 土壤过湿，降低 R/T；
(4) 光照过强，加大 R/T；
(5) 增施 P，K 肥，加大 R/T。
13. 在什么温度条件下，植物健壮生长？
14. 温室栽培作物，阴天时应当降低温度，为什么？
15. 什么叫生物钟？生物钟对农林生产有何意义？
16. 植物有哪些运动现象？各因何引起？
17. 扦插生根的机制是什么？哪些因素影响扦插成活？
18. 为什么高山云雾出好茶？
19. 为什么新疆西瓜品质最好，称全国之冠？
20. 高山上的树木为什么比平地上长得矮小？

主要参考文献

1. 武维华. 植物生理学. 北京：科学出版社，2003
2. 王忠. 植物生理学. 北京：中国农业出版社，2000
3. 周云龙. 植物生物学. 北京：高等教育出版社，1999
4. 徐汉卿. 植物学. 北京：中国农业出版社，1996
5. 陈忠辉. 植物与植物生理. 北京：中国农业出版社，2001
6. 杨悦. 植物学及实验. 北京：中央广播电视大学出版社，1988
7. 鞠浩荟. 植物及植物生理学. 北京：中国农业出版社，1994
8. 梁作勤，田纪春. 植物生理学. 北京：北京农业大学出版社，1994
9. 辽宁林业学校. 植物生理学. 北京：中国林业出版社，1982

第九章　植物的成花与花期调控

教学目标要求

理论目标：

1　了解被子植物成花诱导的条件和规律。

2　掌握植物春化作用、光周期现象的特点以及花芽分化和性别表现。

技能目标：

1　运用成花诱导理论解释植物成花现象和规律。

2　学会运用成花诱导设计植物花期调控实验。

3　理解并掌握运用植物成花条件和机制，指导引种、育种和花期调控等生产过程。

高等植物从种子萌发开始，大体上要经过幼年期、成熟期和衰老期，最后达到衰老死亡，这个过程称为植物的生命周期或称为发育周期。高等植物的生命周期可分为两大阶段，即开花前的营养生长阶段和从开花开始的生殖生长阶段。其中，花芽分化是植物从营养生长转向生殖生长的标志和关键。

花芽分化是指由叶芽的生理和组织状态转变为花芽的生理和组织状态的过程，此过程可以分为生理分化期、形态分化期和性细胞形成期三个阶段，是内、外界条件共同作用的结果。

在合适的环境条件下，植物细胞内部发生的成花所必需的一系列的生理变化过程称为花诱导。花诱导决定花形成的可能性，该过程的发生至少与五个方面的条件有关：⑴ 植物的花前成熟，⑵ 春化作用，⑶ 光周期现象，⑷ 营养条件，⑸ 植物激素。

第一节　幼年期与花熟状态

一、幼年期

虽然植物有一年生、二年生、多年生之分，但其共同特点是在成花之前都要达到一定的年龄或是处于一定的生理状态，才能感受所要求的外界条件而开花。如果植物尚未达到“性成熟”阶段，即使具备了开花所必需的外界条件也不能开花。人们把植物在能对环境起反应而成花之前

所必须达到的生理状态,称为花熟状态。花熟状态之前的时期,称为幼年期,又称童期。在此期间,任何处理都不能诱导开花,只有通过幼年期后,植物才进入有稳定持续成花能力的成年期。

不同植物幼年期的长短有很大差异。大部分木本植物为几年甚至30～40年;草本植物的幼年期比较短,只需要几天或几星期;有的植物根本没有幼年期,因为种子中已具有花原基,如日本牵牛、红藜等,发芽后2～3 d,只要得到适当长度的日照,就可接受开花诱导而成花。

幼年期和成年期的区别,除了能开花与否外,某些树种幼年期顶端分生组织呈小圆顶形,叶型简单,表皮细胞大,冬天仍保持在树上,枝角大(多为钝角),主干无叉,皮光滑,扦插容易生不定根,细胞和组织易进行器官发生;而成年期顶端分生组织呈高圆顶形,叶型复杂,叶脉致密且叶厚,分枝角为锐角,主干分叉,皮厚,扦插生不定根往往困难,细胞和组织离体培养不易进行器官发生。上述形态特征差异也因种类不同而有不同,幼年期生理特征为生长快,呼吸强,代谢旺盛。当转入成年期后,组织成熟,代谢和生理活动转慢,光合速率和呼吸速率下降。

上述发育阶段的变化,只发生在顶端分生组织的转化点上。因此,随植株长大,在实生树的整个树冠范围内,由下而上、由内而外根据枝条的发育进程和生理、形态特点,可以同时存在着幼年区(童期区)、过渡区和成年区三个不同发育阶段的组成部分,各发育区内的器官和组织始终保持着原有的发育状态,直至植株死亡(如图9-1)。从植株幼年区部位上取下的插条或外植体作为繁殖材料,比从同一植株上成年区部位取下的材料生根要好。

需要指出的是,生产中栽培的果树、花卉大多数是通过嫁接、扦插等营养繁殖方法获得的植株。在发育阶段上,其地上部分都是由达到性成熟的接穗或插穗发育而成的,完全是属于成年性的,已具备开花结实的潜能。嫁接树接合部以下的实生根砧部分则是幼年性的,并且长期保持这种幼年性的状态,在利用嫁接树的根蘖作繁殖材料时需要注意到这一特点。

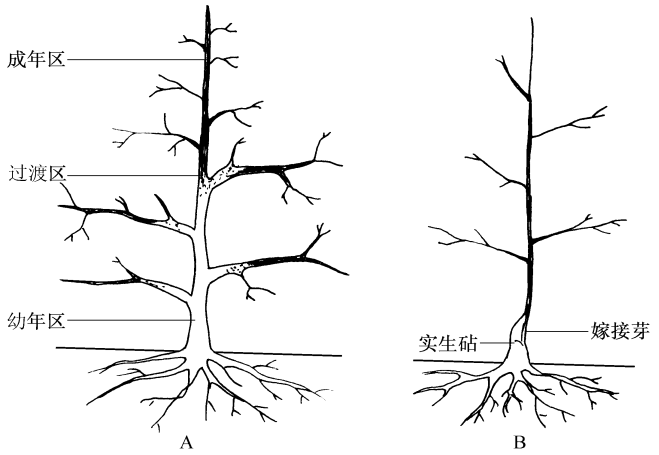


图9-1　实生树和嫁接树树冠不同发育阶段的组成部分

A. 实生树树冠中三个不同发育阶段的组成部分　B. 嫁接树树冠(接合部以上均为成年区)

(引自 Westwood,1978)

虽然生产上栽培的果树绝大多数是成年树的无性系后代,已通过幼年期和过渡期的阶段发

育,它们也常常仍然需要经历一段只有营养生长而无花果出现的营养期,由于植株实际上已进入成年期,这一过渡期称为营养性成年期。这种不开花的现象是由于它们形成花芽的生理条件尚未成熟,如树体内源激素的平衡尚不能满足成花要求,整体或局部生长点的代谢方向尚不能从消耗转向积累,以致影响了花芽分化中所需营养物质的贮备,与实生树的幼年期不开花有着本质上的不同。通过一定的调控技术,果树的营养期可以大大缩短,达到提前结实。

二、缩短幼年期的途径

1　加速生长

幼年期不能越过,也尚未找到减小幼年期体积因素的方法,所以要设法加速生长,迅速通过幼年期,或者设法减慢生长以提早开花。如将桦树放在连续长日照下生长,可使不开花期由 5～10 年缩短至不到 1 年,提早几年开花,这可能是长日照促进植物生长的缘故。对幼年期的树,多施 N 肥可加速细胞分裂和植株的生长,有利于植株迅速通过幼年期进入成年期。

2　育种

幼年期性、幼年期长短是可以遗传的。幼年期短的植株多数可以早结果,早丰产。在实生苗圃中,开始结果部位低的植株,其幼年期短,杂交育种时要选幼年期短的母本。

3　嫁接

将成龄株上的枝条作接穗,嫁接到实生砧上,可以大大缩短幼年期,提早开花,并且接穗直径相对越大,则越容易成花。反之,将幼年期苹果的芽嫁接到成熟矮化的砧木上,则可减慢生长而提前开花。

4　使用植物生长调节剂

内源赤霉素在幼年期转变为成年期中起作用。许多植物,如李等外施赤霉素可延长幼年期,但是,外施赤霉素于杉科、柏科和松科中一些植物,反而提早开花。B_9 和 CEPA 等对处于幼年期的树无效,对于过渡期的树可以促进其开花,CCC 可促进桑树实生苗早开花而不抑制生长。

第二节　春化作用与成花诱导

低温对开花的促进作用称为春化作用。冬性和两年生植物适时开花必须经过一段时间的低温诱导。如果这些植物不经春化处理,其开花过程可以推迟几周甚至几个月。

一、春化作用的条件

植物花器官的发育与营养器官的生长一样,在适合的生理温度范围内,发育最好。但某些植物在发育的某一阶段中,要求经受一定的低温诱导,以后才能形成花器官。如对于冬性一年生植物,若改为春播,则夏天不能开花结实,或延迟开花,但是将萌动的冬小麦种子放在罐中,于 0～5 ℃低温下经 40～50 d (称为闷麦) 春播,便可在当年春季抽穗结实。再如将培养在温室植物的部分

枝条暴露于玻璃窗外，因受寒冷的刺激，这部分枝条可以提前开花（如图 9-2）。

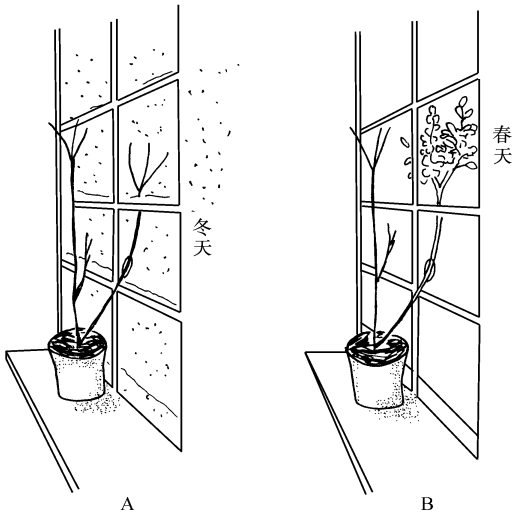


图 9-2　低温促进紫丁香开花

A　一盆紫丁香花有两枝，一枝留在温室内，另一枝自温室墙洞中伸出

B　受到室外低温影响的枝条，生长、开花，室内的枝条仍处在休眠状态

对这类植物而言，秋末冬初的低温成为花诱导所必需的条件。这种在植物生长的一定阶段，要求一定的低温才能诱导花器官形成的现象，称为春化现象。低温诱导并促进花器官形成的效应，称为春化作用。用人工低温来代替自然低温，以满足植物对低温要求的处理，称为春化处理。

需要春化的植物包括冬性一年生植物、大多数越冬的二年生植物和一些多年生草本植物（如菊花）。许多木本植物虽在春季或初夏开花，但它们的花芽是在上一年夏季形成的，其成花诱导可能不需要春化作用。大多数喜温植物（如棉花、水稻等）的成花对温度没有严格的要求，可能也不存在春化现象。

各种植物春化所需要的温度范围和持续时间有所不同。有效温度一般介于 0～10 ℃，最适温度为 1～7 ℃。低温处理时间，一般需要 1～3 个月，这种特性是该种植物在系统发育中形成的，与其原产地有着密切关系。据此可将植物分为三类：

1　冬性植物

冬性植物春化要求温度低，时间长，一般要求 0～10 ℃，30～70 d 才能完成春化作用，多起源于北方。二年生花卉如月见草、毛地黄和毛蕊花等，秋播草花如罂粟、虞美人、蜀葵及香矢车菊等，多年生早春开花种类如鸢尾、芍药等属于此类。

2　春性植物

春性植物春化要求温度高，时间短，一般 5～12 ℃，5～15 d 即可成花。一年生花卉如一串红、毛春花和鸡冠花等，秋季开花的多年生草花如菊花等多属此类。

3　半冬性植物

半冬性植物介于上述两类之间,对低温要求不太敏感,一般3～15 ℃,15～20 d完成春化阶段,多起源于南方。

总之,冬性愈强,要求春化的温度愈低,春化的时间愈长。也有许多植物,对低温春化的要求是不严格的,其生育期中即使不经过春化阶段,也能开花,只是开花延迟或开花减少。如秋播花卉三色堇、雏菊等改为春播,花期由原来的3,4月延迟至5月后,并且开花量也减少。

春化阶段的主导因素是低温,除了低温之外,还需要呼吸底物(如蔗糖)、氧气、水分和光照等条件的配合,否则,春化作用不能进行,因为春化作用是一个需要能量的代谢过程。

二、春化作用感受时期、部位和传递

不同种类的植物,接受低温春化的生长时期不同,一般可在种子萌发或在植株生长的任何时期中进行。冬性一年生植物往往在种子萌动状态下就能感受低温诱导而通过春化作用。

植物春化作用感受低温的部位主要是茎尖端的生长点,如栽植于温室中的芹菜、甜菜和菊花的茎尖受寒冷处理,而叶子保持温暖,能产生春化效果;反之,如叶子受寒冷处理,而茎尖保持温暖,则不能发生春化作用。有些二年生植物感受低温的部位是营养体(包括叶片在内),如用十字花科的椴花做实验,将切下的叶片先经5 ℃春化处理,再由此叶培养成新植株,就具有成花的能力。许多多年生木本植物则以休眠茎的分生组织接受自然低温春化。可见,植物进行春化作用时感受低温部位不仅限于顶端分生组织,而是一切正在细胞分裂的组织都可能具有这种潜在的能力。

植物在接受春化后,怎样把春化作用的刺激传导出去呢?许多实验证明,在春化过程中形成一种刺激物质,称为春化素。这种物质虽然目前还没有从植物体中分离出来,但嫁接实验证明春化素的存在。将春化的二年生天仙子叶片嫁接到没有春化的同种植物的砧木上,未春化的植株也可开花。许多类似实验,无论长日、短日、日中性植物的未春化植株都可被春化的枝条诱导开花,说明春化素的存在并可在植株间传导。也有一些植物的春化素是不能传导的,例如,菊科植物顶端给予局部低温处理,可开花;其他芽未接受低温处理,仍处于营养生长,不开花。这部分植物春化作用只能通过细胞分裂传递给子细胞,只有通过春化作用的生长点所产生的组织和器官才有诱导成花的能力。

三、春化作用的生理变化

春化作用是一个诱导过程,低温春化后,花原基并不立即出现,在外形上没有明显差异,其后必须在适合的光照条件下,才能成花。但是春化诱导却使植物体内的生理过程发生了深刻变化。

春化作用后,质膜透性增强,淀粉水解酶等与呼吸作用有关的酶活性增强,呼吸作用加强。同时,植物的蒸腾作用增强,细胞持水力下降,水分代谢加快,根系吸收阳离子的能力增强,叶绿素含量增多,光合作用增强,积累干物质的速率也随之提高,核酸和蛋白质的合成量增加。总之,春化作用后的植株,其代谢活性加强,茎尖生长点或其他分生组织的细胞内发生一系列变化,所有这些生理、生化上的变化,都有利于花芽分化。但是春化作用后,植株的抗寒性则明显下降。

需要春化的植物,在春化处理过程中,如果突然遇到高温(25～40 ℃)或短日照处理,则春化作用会逐步消失。这种消失只能在低温处理初期才有,春化作用一旦完成,就非常稳定,高温处

理就不起作用。这种由于另一条件消除春化的现象称为脱春化作用或去春化作用。春化时间愈长,就愈不容易被高温解除。上述现象的发生,是因为春化作用至少有两个阶段:第一个阶段是春化作用的前体物质在低温下变成不稳定的中间产物(中间产物在高温下可被破坏或被钝化),第二个阶段是在20 ℃下,中间产物转变为热稳定的物质,即春化作用的最终产物"春化素"。

$$\text{前体物} \xrightarrow{\text{低温}} \text{中间产物} \xrightarrow[\text{高温}]{\text{低温}} \text{春化素(完成春化)}$$

$$\text{中间产物分解(解除春化)}$$

解除春化的植物再给予低温处理,仍可继续春化,此种现象称为"再春化现象"。

四、春化作用的应用

1　人工春化处理

农业生产中给予萌动种子以低温处理,使之完成春化作用的措施称为春化处理,如使用闷罐法(将萌动种子置于罐中,密封后将其埋入土中,一定时间后取出作为补种用)正是我国农民长期积累的实践经验。在育种工作中利用春化处理,一年可培育3～4代冬性作物,加速育种进程。有时,为了避开"倒春寒"的影响,冬小麦可以先经春化处理,适时晚播,这样可以防止寒害,也可使之提前抽穗成熟,所以可利用春化处理调整播种期。

2　调种引种

由于不同地区的气候条件不同,我国北方纬度高,南方纬度低,所以在引种时必须事先了解该品种对低温的要求。例如北方作物品种引种到南方,由于当地不能满足其对低温的要求,导致植物最终不能开花,只能进行营养生长而造成损失。

3　控制花期

在园艺作物生产中常利用解除春化效应来控制某些作物开花。例如,洋葱在前一年所形成的幼嫩鳞茎,在冬季或冷藏中就可以通过春化而提前开花,从而影响次年形成大鳞茎。在生产中,常在春季给予植物高温处理以解除其春化,即可防止它在生长期抽薹开花。在花卉栽培中,若用低温处理,可使一年生、二年生草本花卉改为春播,当年开花。例如,用0～5 ℃低温处理石竹以诱导其通过春化,可促使其花芽分化。

第三节　光周期与成花诱导

一般来说,需要低温春化的植物,在春化作用后,还需要接受一定时间的长日照,才能完成花芽的分化。也有些植物在整个生育期间,虽然对低温没有特殊要求,但仍需要一定时期的适宜日照诱导才能分化出花芽。人们把一天中白天和黑夜的相对长度称为光周期。像成花植物的休眠、落叶、茎的伸长、花色素的形成及鳞茎、块茎、球茎等地下贮藏器官的形成等过程,都受光周期的调节。每天昼夜的相对长度影响植物生长发育的现象,称为光周期现象,其中研究得比较多的

是植物成花的光周期现象。

一、植物成花的光周期反应类型

不同植物成花所需的日照长度不同，有的植物成花必须要小于一定的日照时数，而有的植物成花则必须要大于一定的日照时数。这个一定的日照时数称临界日长，即在昼夜周期中植物成花反应的极限日照长度。根据对光周期反应的不同，可将植物分为三个主要类型（如图 9-3）：

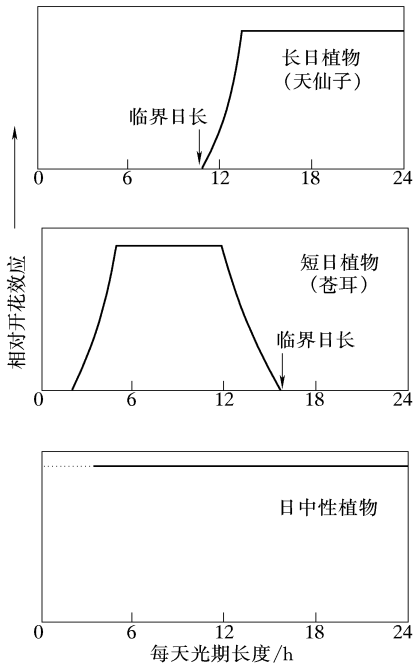


图 9-3　三种主要光周期反应类型

1　短日植物（SDP）

短日植物在日照长度短于临界日长时才能开花，即临界日长是其成花的最长日照长度，超过临界日长就不能成花或明显延迟开花，而在短于临界日长时，如果适当缩短日照长度则可提早开花。秋天开花的植物大多属于短日植物，如菊花、一品红、大豆、晚稻、大麻、烟草、苍耳、菊芋、豇豆、扁豆、刀豆、茼蒿、苋菜、菊花脑、紫苏和草莓等。

2　长日植物（LDP）

长日植物在日照长于临界日长时才能开花，即临界日长是其成花的最短日照长度，短于临界日长则不能成花或明显延迟开花，超过临界日长则在一定范围内光照越长开花越早。春季开花的植物大都属于长日植物，如瓜叶菊、紫罗兰、天仙子、白菜、甘蓝、胡萝卜、芹菜、菠菜、蚕豆、大葱、大蒜、甜瓜、花椰菜和莴苣等。

3　日中性植物（DNP）

日中性植物无临界日长，它们在任何长度的日照下都能成花，或者说开花不受日照长度的影响，如黄瓜、番茄、茄子、辣椒、菜豆、凤仙花、大丽花、香石竹、月季、栀子、圣诞树、杜鹃、千日红、千里红、扶桑和其他一年四季都能开花的植物都属于日中性植物。

此外还有一类植物，只能在一定的日照长度下开花，延长或缩短日照都抑制开花，如甘蔗只有在日长 12.5 h 下才开花，这类植物称为中日性植物。

一些短日植物和长日植物 24 h 周期中的临界日长列于表 9-1。

从表 9-1 看出，短日植物的临界日长不一定比长日植物的临界日长短。如果将短日植物苍耳和长日植物天仙子同样放置在 13 h 日照长度下，这两种植物都可以开花。苍耳将因 13 h 短于它的临界日长而开花，天仙子也将因 13 h 长于它的临界日长而开花。因此，判断某植物是长日植物或短日植物，不能以日照长短为准，必须以临界日长来判断。临界日长的概念，严格地说，是指昼夜周期中诱导短日植物开花所必需的最长日照或诱导长日植物开花所必需的最短日

表 9-1 一些短日植物和长日植物的临界日长

植物名称	临界日长/h	植物名称	临界日长/h
短日植物		长日植物	
落地生根	12	木槿	12
菊 花	11～16	天仙子	
黄花波斯菊	14	28.5 ℃	11.5
二色金光菊	10	15.5 ℃	8.5
高凉菜	12	景天属	13
一品红	12.5	倒挂金钟	12
苍 耳	14	莳 萝	11
红三叶草	12	蝎子掌	13
裂叶牵牛		小 麦	12
成年植株	15～16	菠 菜	13
幼 苗	14～15		
末端芽	13		
草莓(多数品种)	10		
大豆	14		

照。对长日植物来说,日长大于临界日长,就能开花;而对短日植物来说,日长必须小于临界日长才能开花,然而日长太短也不能开花,可能因光合作用所合成的有机物质不足所致。

需要说明的是,植物开花的光周期反应不是一种固定不变的性状。温度、光强和大气组成等因素的变化都可能改变某些植物的光周期反应类型。例如,短日植物草莓、牵牛属、紫苏属和秋海棠属等,只在 20～25 ℃的温度范围内需要短日,在 15 ℃或更低的温度时,在长日甚至连续日照下最终也能成花。所以植物被定为长日植物或短日植物,只有在一组给定的条件下才有效,在另一组条件下可能完全改变。

二、光周期诱导

(一) 光周期诱导的概念

研究证明,植物只要得到一定时间的适宜光周期处理,以后即使处于非诱导光周期下,仍可保持诱导光周期的刺激效果,而能在任何日照长度下开花。这种植物在非诱导光周期条件下,能保持诱导光周期刺激效果的现象,称为光周期效应。这种能够发生光周期效应的处理,称为光周期诱导。诱导植物成花所需要的适宜的光周期数(即天数),称为光周期诱导周期数。不同植物的光周期诱导周期数不同,例如短日植物苍耳的临界日长为 15.5 h,只需一个诱导周期,即一个 15 h 光照+9 h 黑暗(15 L-9 D)的光周期就可以开花,而有些植物则需较多的诱导周期数。表 9-2列出了一些植物诱导花芽分化所需的最少光周期数,少于这个数不能成花,但如周期数增加,则花芽分化提前,花数增多。

表 9-2　诱导花芽分化所需最少光周期诱导周期数

短日植物	最少短日数	长日植物	最少长日数
黎　　属	1	玻璃繁缕	1
裂叶牵牛	1	天仙子	2～3
碱　　蓬	8	拟南芥	4
苍耳属	1	油　　菜	1
厚叶高凉菜	2	毒　　麦	1
菊　　花	12	菠　　菜	1
红叶紫苏	7～9		
大　　豆	2～3		
大　　麻	4		

(二) 感受光周期的部位和开花刺激物质的传导

菊花是短日植物,在长日条件下不开花。如将菊花植株上部的叶片去掉,然后分别作四种处理,如图 9-4 所示,实验结果表明,菊花只要叶片处于短日条件下,不管茎顶端是处于短日或长日条件下,都能开花;但如果叶片处于长日条件下,即使茎顶端处于短日条件下,也不能开花。由此可见,光周期的感受部位是叶片。

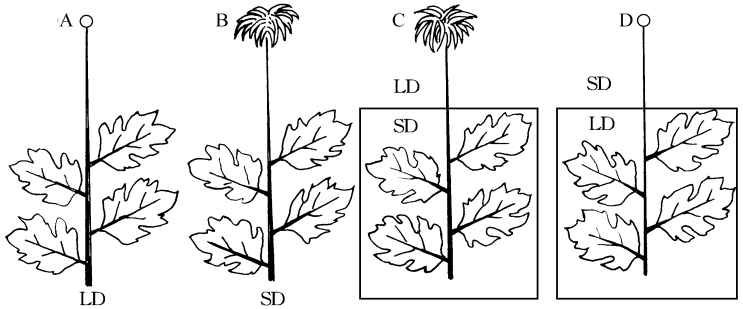


图 9-4　叶片和营养芽的光周期处理对菊花开花的影响

LD　长日照　SD　短日照

A　菊花植株在长日照下,不开花　B　整株在短日照下,开花

C　叶片在短日照下,开花　D　叶片在长日照下,不开花

叶片对光周期刺激的敏感性与其年龄有关,一般幼嫩叶片和衰老的叶片敏感性差,刚刚充分展开的叶片对光周期最敏感。

植物感受光诱导刺激的部位是叶片,而花原基的形成是在顶端分生组织内进行,这就是说叶片感受光周期诱导以后,能形成一种成花刺激物或成花促进物,而这种物质又可以在植物体内从叶片转移至芽的分生组织内,大量实验可以证明这一点。例如,去掉短日植物苍耳的大部分叶片,只留一片叶在适宜的光周期下诱导,诱导后不同时间去掉那个叶片。结果发现,诱导后立即去叶的不开花,随着去叶时间推迟,开花情况好转。诱导后 35 h 去叶的,开花情况与不去叶的相

同。这表明光周期诱导后确有开花刺激物质从叶中运出。

将6株苍耳串联嫁接在一起(如图9-5),如果将一株植物上的一片叶子置于合适的光周期(短日照)中进行诱导,那么所有植株都能开花,这就证明植株间确有开花刺激物通过嫁接的愈合而传递。

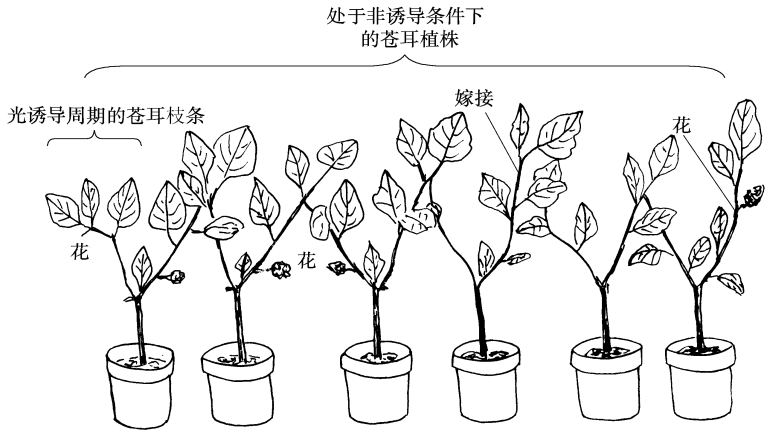


图9-5　苍耳开花刺激物的嫁接传递实验
第一株的叶片在短日下诱导,其余均在长日下,结果均开花了

另外,受短日处理的短日植物高凉菜和长日植物八宝嫁接,使后者在短日条件下也能开花。反之,亦如此。一种长日植物和一种短日植物嫁接,在长日或短日下,两者都开花,这就表明长日植物和短日植物所产生的开花刺激物必然是同一物质,或是两种不同的物质产生相同的效果。用环割、蒸气或麻醉剂处理叶柄或茎,可以阻止开花刺激物的运输,证明开花刺激物的运输途径是韧皮部,与同化产物的运输情况相类似。

(三) 光周期中光期与暗期的重要性

在自然条件下,昼夜总是在24 h的周期内交替出现,因此,和临界日长相对应的还有临界夜长。临界夜长是指在昼夜周期中短日植物能够开花所必需的最短暗期长度,或长日植物能够开花所必需的最长暗期长度。植物开花究竟决定于日长还是夜长?或者说,短日植物开花是因日长缩短还是因暗期延长超过某一限度而引起的呢?暗期间断处理实验证明暗期长度对植物成花诱导具有决定作用(如图9-6)。由此可见,临界夜长比临界日长对开花更为重要。短日植物实际上是长夜植物,长日植物实际上是短夜植物。

(四) 光敏色素及其与开花的关系

用不同波长的光来间断暗期的研究发现,抑制短日植物成花或促进长日植物成花最有效的是600~660 nm的红光,蓝光效果很差,绿光无效。而且红光的效应能被远红光消除,即在红光照射之后立即再照远红光,就不能发生暗间断作用。这种红光与远红光的互相逆转作用可反复

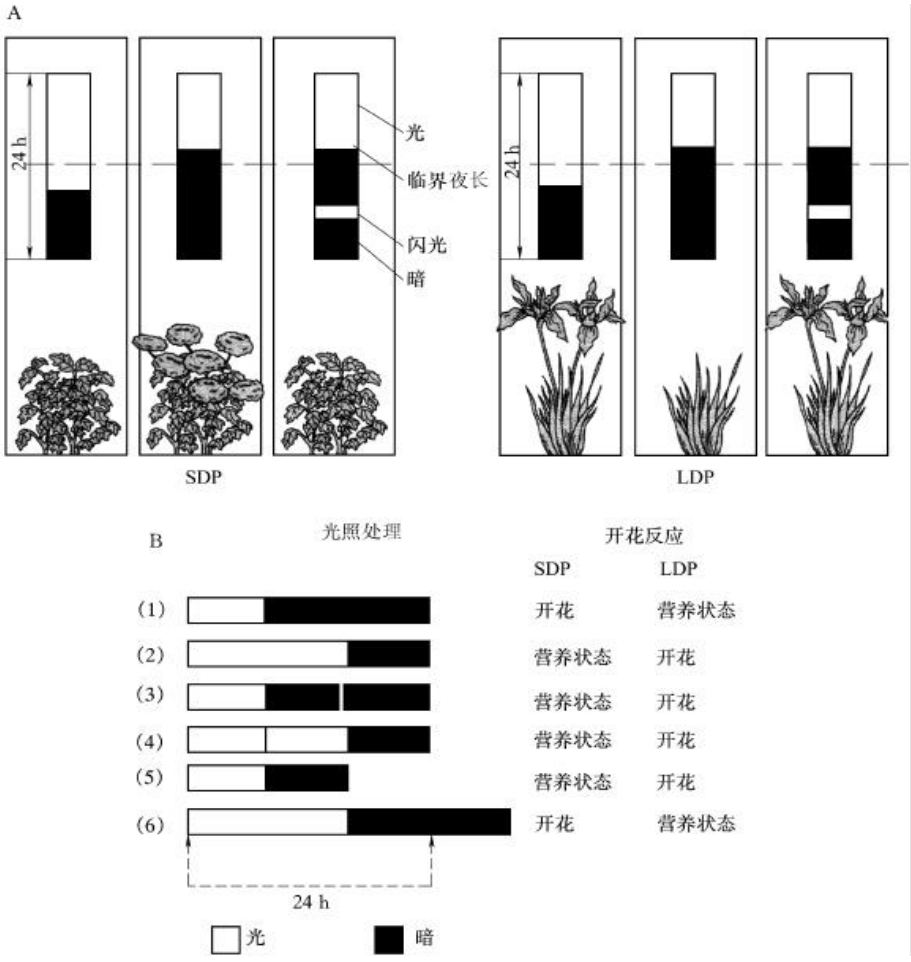


图 9-6　开花的光周期调节

A. 当夜长超过临界期时，短日植物开花，用闪光间断暗期阻止开花；夜长短于临界夜长时，长日植物开花，用闪光间断暗期可诱导某些长日植物开花　B. 暗期对开花的效应，不同光周期处理短日或长日植物，证明暗期长度是关键的变量

(引自 Taiz 和 Zeiger，1998)

多次，开花反应取决于最后照射的是红光还是远红光（如图 9-7）。红光与远红光的这种逆转作用与光敏色素的可逆效应有关。

光敏色素又称光敏素，是一种可溶于水的蓝色或蓝绿色的色素，它由色素基团和蛋白质结合而成，广泛分布在高等植物的根、茎、叶、胚芽鞘、下胚轴、子叶、营养芽、花、种子和正在发育的果实中。

光敏素有两种存在类型：一种是红光吸收型，最大的吸收波长在 660～665 nm，以 Pr 表示，为蓝绿色，性质比较稳定；另一种为远红光吸收型，最大的吸收波长为 725～730 nm，以 Pfr 表

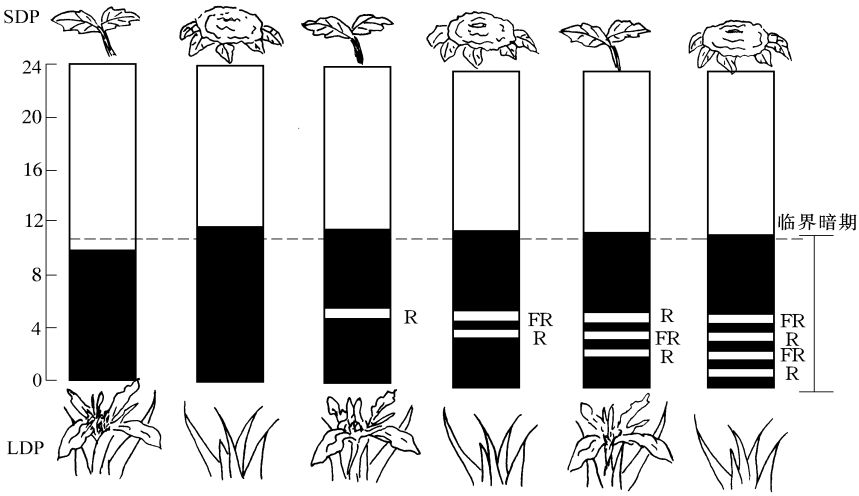


图 9-7　红光 (R) 和远红光 (FR) 对开花的控制

暗间断最有效的光是 R,暗期中一次 R 闪光即可诱导 LDP 开花,其效应可被一次 FR 闪光逆转,说明光敏色素介入这个反应;一次 R 可阻止 SDP 开花,其效应也可为 FR 所逆转

(引自 Taiz 和 Zeiger,1998)

示,为黄绿色,具有生理活性。两者能随光照条件而相互转化。已知 Pr 在细胞内以一定的速率合成,并在黑暗中的生长组织中积累。在红光或白光照射下,生理活性较弱的 Pr 可以迅速转变为生理活性较强的 Pfr,而 Pfr 经远红光照射或在黑暗中 (在黑暗中转变较慢) 又可逐步变为 Pr。Pfr 还可通过代谢过程分解破坏。Pfr 可能通过与某些代谢产物 [X] 形成复合物 [Pfr·X] 后再去引发生理反应。上述变化可用图解表示如下:

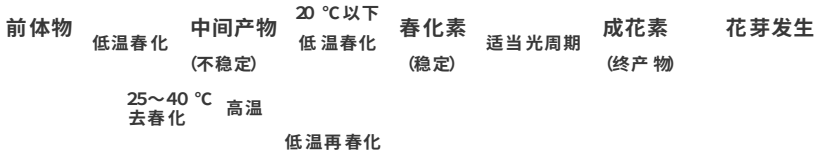
$$\text{前体} \xrightarrow{\text{合成}} \text{Pr} \underset{\text{远红光 (730 nm) 或黑暗}}{\overset{\text{红光 (660 nm) 或白天}}{\rightleftharpoons}} \text{Pfr} \xrightarrow[\text{破坏}]{[X]\ \text{代谢产物}} [\text{Pfr}\cdot X] \longrightarrow \text{生理反应}$$

这种相互变化使植物体内的 Pfr/Pr 的比值发生变化。这个比值是诱导长日植物或短日植物成花的重要条件。长日植物要求较高的 Pfr/Pr 的比值,而短日植物要求较低的 Pfr/Pr 的比值。若用红光中断暗期,Pfr 浓度增高,Pfr/Pr 比值提高,短日植物的开花刺激物形成受阻,抑制短日植物开花,但有利于诱发长日植物开花刺激物的形成,促进长日植物开花。暗期间断以在黑夜的中段效果最好。对长日植物来说,如果黑暗过长,则 Pfr 转变为 Pr 或 Pfr 被破坏,Pfr/Pr 比值下降,开花刺激物就不能形成,长日植物不能开花。

高等植物中光敏素除诱导植物的成花反应外,还控制许多生理过程,如种子萌发,弯钩张开,节间延长,根原基起始,叶分化与扩大,小叶运动,膜透性,向光敏感性,花色素形成,质体形成,光周期,花诱导,子叶张开,肉质化,偏上性,叶脱落,块茎形成,性别表现,节律现象和单子叶植物叶

片展开等，几乎涉及植物发育的每一方面。

综上所述，光周期和春化作用是植物成花诱导的两个重要条件。单个光周期的昼夜长度、光诱导的周期数和间歇照光的光质是光周期诱导成花的三个重要影响因素。春化作用和光周期在植物成花的不同阶段分别起作用，并且两者相互联系。该关系可归纳为以下的模式图：



三、光周期理论的应用

(一) 引种育种

植物光周期现象的形成与原产地和长期所处的生态环境、生长季节的光周期有关，是植物系统发育形成的对环境的适应性。一般情况下，原产地在高纬度区（如哈尔滨，北纬 40°左右）的植物多属于长日植物，在低纬度区（如广州，23°左右）的植物多属于短日植物，在中纬度区（如济南，36°40′）春末夏初开花的植物多为长日植物，秋季开花的植物多为短日植物。

不论是长日植物还是短日植物，其临界日长随植物分布的纬度而改变，分布的纬度越高，临界日长越长。这一特点在引种和育种、栽培上有重要的应用价值。引种时一般以同纬度引种为原则。从远地跨纬度引种时首先要了解被引植物的光周期特性。一般来说，短日植物南种北引时，发育延迟，花期推后；北种南引时，发育加速，提早开花。长日植物则相反。

根据植物光周期的特性，通过人工光周期诱导，可以加速良种繁育、缩短育种年限。如在进行甘薯杂交育种时，人为地缩短光照，使甘薯开花整齐，以便进行有性杂交，培育新品种。具有优良性状的某些作物品种间有时花期不遇，无法进行有性杂交育种，通过人工控制光周期，可使两亲本同时开花，便于进行杂交。如早稻和晚稻杂交育种时，可在晚稻秧苗 4～7 叶期进行遮光处理，促使其提早开花，以便和早稻进行杂交授粉，培育新品种。

(二) 控制花期

对以收获营养体为主的作物，可通过控制光周期抑制其开花。如短日植物烟草，原产热带或亚热带，引种至温带时，可提前至春季播种，利用夏季的长日照及高温多雨的气候条件，促进营养生长，提高烟叶产量。对于短日植物麻类，南种北引可推迟开花，使麻秆生长较长，提高纤维产量和品质，但不利于留种。此外，利用暗期光间断处理可抑制甘蔗开花，从而提高产量。

在园艺花卉栽培中，已经广泛地利用人工控制光周期的办法来提前或推迟花卉植物开花。例如，菊花是短日植物，在自然条件下秋季开花，若给予遮光缩短光照处理，则可提前至夏季开花，满足城市园林美化的需求。而对于某些需长日照的花卉植物，如杜鹃、山茶花等，进行人工延长光照处理，就可提早开花。

第四节　营养条件与成花诱导

植物成花过程，不仅需要环境因素的诱导和一系列相应的生理、生化变化，如体内一些酶和激素的产生，同时还需要一些营养物质如糖类、蛋白质，以供应花器官形成时对养分的需要。

美国的 Kraus 在上世纪初（1918）曾提出开花的碳氮比（C/N）理论。他认为，决定开花的因素不是某些类型物质的绝对量，而是其相对比例。当糖类多于含氮化合物时，植株开花；成相反的比例时，就不开花。此后，有人以苹果和番茄为材料，运用了遮光、摘叶、修剪和施氮等措施作为处理，验证 C/N 比理论的正确性，结果（如表 9-3）表明：凡是 C/N 较大时，则开花；反之，C/N 较小，则延迟开花或不开花。

表 9-3　C/N 学说在果树生长与结果关系上的四种类型

C	N	C/N	特　点	营养生长	结　果	类　型	原　因	表　现
小	大	很低/很高	C 特缺	不良	无	舍旁荫蔽果树	叶片受损（病虫等）	叶片淡绿、小，枝软弱细长
		中等/高	C 稍缺 N 过高	过旺	少	幼树旺长期	N 过量，修剪过重，水分过多	茎、叶粗大，叶色暗绿
		高/中等	C，N 都不缺	适中	多	盛果期	适宜肥料及各项管理	生长壮实
		特高/很低	N 缺	弱	少	衰老树	N 不足	枝叶黄化，营养生长差
大	小		C≫N					

碳氮比理论使农业生产实践中许多现象，如环剥、弯枝和生长延缓剂的促花作用，以及果树大小年现象等都能获得较为满意的解释，因此易为群众所接受。生产上一切有利于生长的环境条件和栽培措施，都会为植物的开花奠定物质基础，过多的促进生长的因素就会延迟开花或降低开花品质，而促进植物蛋白质合成的因素则有利于开花。这为花卉、果树栽培技术和营养控制来调控成花或花期提供了理论依据。如利用环剥、环割、弯枝等措施能使处理部位以上的枝条内充满糖类，使 C/N 比加大，对那些已经达到成花年龄的植物，有刺激和诱导其成花的作用。当过多地施用氮肥时，C/N 比减小，会延迟开花并降低开花品质；相反，施用充分的磷、钾肥，促进糖转化为蛋白质，则有利于开花。

从营养角度分析，植物在长日照条件下，有利于光合作用的进行，光合产物糖的积累增加了体内 C/N 比值，故促进了长日植物和日中性植物成花。许多对春化和光周期要求不严格的一年生植物，如一些花卉和蔬菜植物，在成花过程中受体内营养水平的影响较大。但短日植物在短日照条件下成花加速，而它们体内 C/N 比不一定增加，这就与上述结论不一致。这说明，有关植物生长和分化的因素，不仅仅是糖类和氮素，还有植物激素等其他各种因素。当然，糖类和氮素始终是植物成花代谢的前提和基础，是成花主要内在因素。

第五节　植物激素与成花诱导

花芽分化过程是内源激素和营养物质在空间上和时间上相互作用的结果，不同激素在植物花芽分化过程中具有不同的作用。

在已知的五大类植物激素中，赤霉素（GA）对开花影响最大。赤霉素可以代替长日植物（如矢车菊）的光照条件和要求低温的二年生植物（如乌塌菜）的低温作用，也可促进木本的松、柏科植物开花，但外用 GA 对苹果、梨、樱桃、扁桃、枣、李、长山核桃和葡萄等的花芽分化具有抑制作用。

生长素对果树花芽分化也起着抑制作用。研究表明，在苹果等嫩梢顶端内源生长素含量下降到较低时，花芽才开始分化。NAA 对许多果树的花芽分化具有抑制作用，但 NAA 也能直接促进凤梨开花，这是由于它诱导乙烯产生的缘故。

花原基的发生必须有细胞分裂，完全休眠的芽不能进行花的分化，而 CTK 可使生长点细胞处于活跃状态，并形成强的库，控制物质合成速率，因而 CTK 可促进苹果、葡萄等果树花芽分化。

脱落酸可以促使一些短日植物开花，如草莓等。脱落酸有利于花芽分化，可能是因为 ABA 引起枝条停长，和 CTK 在花芽内积累，并与 GA 颉颃。

乙烯可以促进凤梨、苹果等花芽分化，枝内乙烯含量与花芽分化百分比成正比。

总之，细胞分裂素、脱落酸和乙烯（来自于根和叶）促进花芽形成，而生长素和赤霉素（多来自于顶芽和种子）抑制花芽形成。但是激素对花芽分化的调控实际上并不决定于单一的激素，而是有赖于激素的动态平衡或顺序性的分化。在同一品种、同一树龄、同一枝型条件下，CTK/GA 比值越高，成花百分率也越高。外施某些促花生长调节剂，如 B_9，CCC，TIBA，PP_{333} 和乙烯利等，同样可以调节树体内促花激素与抑花激素的平衡关系，借以达到促进花芽形成的目的。应该指出，这些物质还有一个共同的特性，即都能延缓植物生长，但延缓生长和促进花芽分化可能并不是因果关系，其作用可能是抑制 GA 的合成（如 B_9，CCC）或阻碍 GA 的运输（如 TIBA）。

第六节　花器官的形成与性别分化

花芽分化又称花器官的形成，包括花原基的形成、花芽各部分分化与成熟的全过程。

一、生长锥分化时的形态及生理变化

达到花熟状态的植物，感受光周期诱导（有的植物还需要低温春化）是控制花原基的产生，并关系成花与否以及成花迟早的问题。花原基分化以后，花器官的形成是关系到成花的数量和品质的问题。

(一) 形态变化

植物经过适宜条件的成花诱导之后,发生成花反应。成花反应的标志是茎端分生组织在形态上发生变化,从营养生长锥变成生殖生长锥,花器官的分化即从生殖生长锥开始。

苹果、棉花等双子叶植物的花器官分化是从生长锥的伸长开始的,而胡萝卜的花器分化,生长锥不是伸长而是呈扁平头状。但无论哪种情况,花器开始分化时,生长锥的表面积都变大(如图9-8)。由于生长锥表面细胞分裂快而中部细胞分裂慢,两者速率不均匀,从而使生长锥的表面出现皱褶。在原来分化形成叶原基的地方开始形成花原基,再由花原基逐步分化产生花器官的各部分原基,进而形成花或花序。

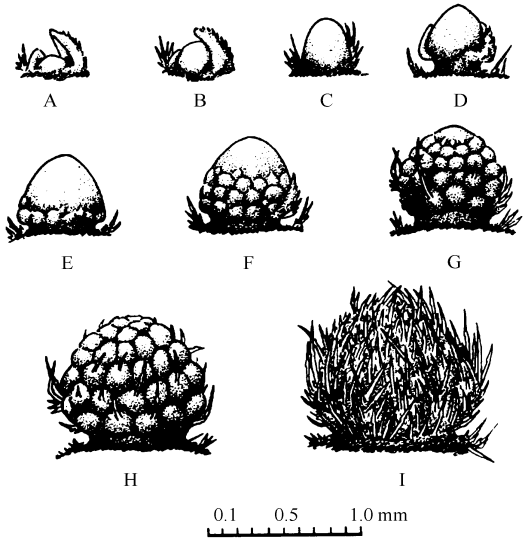


图9-8　苍耳接受短日诱导后生长锥的变化
A 营养阶段　B～I 苍耳接受短日诱导后生长锥的变化过程
(引自 Salisbury 和 Ross,1982)

(二) 生理变化

生长锥开始分化花芽后,它内部的可溶性糖呈现增加的趋势,氨基酸的含量增加,氨基酸种类也增多,蛋白质和核酸的合成量也趋于增多。所有这些变化均为生长锥的分化提供物质和能量基础。

二、影响花芽分化的条件

(一) 气象条件

光对花的形成影响很大。在植物完成光周期诱导的基础上,花器官开始分化后,自然光照时

间越长,光照强度越大,形成的有机物质越多,对开花越有利,成花数量越多,品质越高。栽种在荫蔽地段的月季、碧桃,根本就不开花。不同植物对开花要求的最低光照强度不同,例如阴生植物比阳生植物开花的最低光照强度要低一些。但是多数栽培植物属于阳生植物,这些植物在稍高于最低光照强度时,花的数量很少,以后随光照强度的增大而花芽增多。在光照强度较高时,光就不成为开花的限制因素。

温度对花器官形成的影响也很大。以水稻为例,在高温下稻穗分化过程明显缩短,而遇低温则发育延缓甚至中途停止。在减数分裂期,如遇低温(17～20 ℃以下),则花粉母细胞损坏,进行异常分裂,性细胞发育不正常。不同植物花器官发育对温度的要求不同,如短日植物矮牵牛在得到一次 15 h 的暗期后,需培养在 28 ℃温度下经过 10 h,顶端分生组织转向成花的过程就完成了,而番茄在日温 15 ℃和夜温 10 ℃时,花序着花数较多。

某些植物的早熟类型,花的发育对温度和光照的要求,就不如上述植物那样严格。因此在控制植物开花期或是在进行植物引种驯化栽培时,选用早花型或早熟型品种,较为适宜。

(二) 栽培条件

水分对花的形成过程是十分必要的。雌、雄蕊分化期和花粉母细胞及胚囊母细胞减数分裂期,对水分特别敏感,如果土壤水分不足,会使花器官的发育延缓,成花量减少;如果土壤水分过多,枝叶生长就会过于旺盛,花芽分化量相对减少。但是某些植物,如荔枝、苹果等果树在花器官发生前或发生初期,适量地控制水分,造成短期的干旱,有助于花芽的发生和发育。

肥料中以氮肥最重要,当土壤中氮肥供应不足时,花分化缓慢,并且成花数减少;而氮肥过多时,又会引起枝叶徒长,使花器官发育受到限制。因此,在成花过程中,要求土壤中氮肥适量,并配合施用磷、钾肥,可使花芽分化较快,并增加花数。如能适量追施微量元素(Mo 和 Mn 等),效果更好。

在一般范围内,栽植密度越大,退化的花就越多。因为密度越大光照越不足,形成的糖分少,分配到花器官就少,花器官发育受影响。

(三) 生理条件

在花的形成过程中,体内有机养分充足与否,是决定花器官形成好坏的主要条件。上述气象条件和栽培条件各个因素,都与养分有直接或间接的关系。在营养生长和生殖生长之间有养分分配的问题,在同一花序的小花之间也有这个问题。在一个花序中,不同部位的花分化先后不同,一般上部的花分化早,生长势强,称为强势花;下部的花分化迟,生长势弱,称为弱势花。花分化时,需要大量养分,由于养分供应和体内养分分配的限制,强势花优先得到养分,正常分化,开花时形成壮花,花大色艳,寿命长,生活力强,坐果率高;而弱势花则因养分缺乏而引起发育不完全,甚至退化,开花后花质差,寿命短,坐果率低。在一般情况下,果树顶花芽好于侧(腋)花芽,壮枝顶花芽优于弱枝顶花芽,外围及优势部位的顶花芽优于内膛及劣势部位的顶花芽。同一花序内,中心花先开,品质最好,边花次之,都是这个道理,这些应是疏花留优的技术依据。因此,提高花质除注意花枝类型外,还应增加树体贮藏营养,提高秋叶功能,防止营养过度消耗。春季的地下与地上营养补充及花期的根外营养补充,均可增加芽内有机养分,促进花芽分化。

阅读材料 9-1 木本植物花芽形态建成的类型

所谓形态建成,也称形态发生,原是指生物个体发育或再生的过程中机体及其器官形态结构的形成过程,此处借指植物花芽形成过程中有关花器官各部分原基分化和发育的过程。现以果树为例,依花芽开始分化的时间、分化速率和节律,以及形态完成的时间等特点,将木本植物的花芽形态建成分为以下四大类型,以便在调控花芽形成时采取相应措施。

1 夏秋分化缓慢建成型

属于夏秋分化缓慢建成型的有仁果类和核果类等大部分温带落叶果树。它们的花芽从开始分化到开花需要的时间较长,大约需经 8~10 个月的时间。花芽形态建成的全过程大致可分为三个阶段:第一个阶段是花(或花序)原基在长日照和高温条件下进行分化和发育。此阶段一般均在夏、秋季节开始出现,随后进行花器官各部分原基的分化和发育,在越冬前大部分分化完成,有的甚至产生出子房、柱头、花药和花粉母细胞。这一类树种秋季如遇干旱或病虫危害造成早期落叶时,往往会加速花芽的发育,诱发二次花。第二个阶段是花芽在越冬期间转入相对休眠期,即花芽在外表上处于休眠状态,但其内部仍在缓慢增长,进行着雌、雄蕊原基或性细胞的发育,该阶段需要一定量的低温时间才能顺利通过,相对较冷的天气有利于健壮花(或花丛)的产生,暖冬对花的发育不利。第三个阶段受春季温度回升的影响,花器官各部分原基发育速率加快,至开花前达到高峰,生殖细胞完成分化后,即转入开花。这类树种因花芽分化时间较早,越冬时器官原基的分化程度较深,在正常情况下,冬剪时多数树种的花芽在外形上易被识别。

2 冬春分化快速建成型

属于冬春分化快速建成型的果树主要是温州蜜柑、荔枝和龙眼等南方树种,猕猴桃基本上也可归入这一类。它们的花芽分化一般多在冬、春期间短日照和低温下连续进行。花芽开始分化和形态建成的时间短而集中(一般仅需 1.5~4 个月),速率快,冬前相对低温和干燥有利于成花。

3 夏秋分化间断建成型

属于夏秋分化间断建成型的果树,有板栗、核桃、柿、石榴、葡萄和山楂等落叶果树。它们花芽开始分化的时间都比较早,同第一种类型一样发生在开花前一年的夏、秋季。但有的只达分化初期(石榴、葡萄),有的只有雄花原基的分化(板栗),分化程度最高的也只达到花被原基的分化(柿、山楂和核桃)。所有树种冬前均无雌花(或雌蕊)原基的分化。整个休眠期间,花芽的形态分化近于停顿状态,直到次年春花芽萌动,雏梢抽生,方进入随后的形态建成期而开花。

这一类型果树的花芽形态建成期特别长,通常需要 10 个月甚至 1 年以上。而雌、雄蕊的分化和发育,以及性细胞的形成,都在休眠后的萌芽前后短期内迅速完成。有的树种(如板栗、葡萄)据认为在此期内尚有花芽的补充分化或二次分化的现象存在。冬季贮藏营养和营养分配对花芽的后期发育起着重要的作用。

4 生长期多次分化多次建成型

属于生长期多次分化多次建成型的果树有枣、无花果等,其花芽分化和形成的特点是随生长期新梢(或二次枝)的抽生,或随枝梢的生长,可以多次进行分化和开花。因此,它们的花期常可

延续很长,或是发生分批开花的现象。这类果树的花芽分化对光周期和日照的要求极不严格,只要温度条件适宜,随着枝梢的抽发或伸长,终年都可分化花芽。从花芽开始分化到开花的时间非常短促(如枣只有8 d),速率很快。本类型各树种间在开花结果习性上有较大的差异。此外,部分葡萄品种副梢上的芽也具有多次分化和花芽多次建成的情况。

三、植物的性别分化

(一) 植物的性别表现类型

在花芽的分化过程中,进行着性别分化。大多数高等植物的花芽逐渐在同一花内形成雌蕊和雄蕊,成为雌雄同花,即两性花。如多数蔷薇科植物和一些花卉植物。但是,也有不少雌雄异株植物(如银杏、杨、柳、冬青和大麻等),这些植物同一株的花只形成雌蕊或雄蕊,分别为雌株或雄株。也有些在同一株中有两种花,一种是雄花,另一种是雌花,这称为雌雄同株植物(如四季海棠、球根海棠、玉米、黄瓜和山毛榉等)。同一株植物上既有两性花,又有单性花的称为杂性同株(如柿和向日葵等)。多数植物在花的分生组织都产生雄蕊和雌蕊的雏形,但以后某一性器官就退化了。

植物花器官的性别分化不仅是个理论问题,还有重要的实践意义。在许多雌雄异株植物中,其雌株和雄株的经济价值不同。以收获果实、种子为栽培目的的作物(如核用银杏、千年桐、留种用的大麻和菠菜等),除需留一定数量的雄株外,主要是保留大量的雌株;而以纤维为收获对象的大麻,其雄株纤维的拉力较优,则以多留雄株较好。栽培雌雄同株异花的作物(如黄瓜、玉米)就需要大大增加雌花数,以便早结实,多结实。在花卉植物中,一些花朵大而鲜艳的类型,多数是两性花。由于植物性别分化的多样性和生产栽培的不同要求,研究植物性别分化规律以及外因对性别分化的影响,对于性别的早期鉴别和定向控制,具有一定的指导意义。

(二) 雌雄花出现的规律性

在雌雄同株异花的植物中,花朵性别的出现是按一定的先后顺序的。通常发育早期出现的是雄花,随后是雄花和两性花都有,最后只出现雌花。

在多年生木本植物中,在各级分枝上,随分枝级数增高,雌花的比例也随之增加。这些情况表明,雌花在生理年龄较老的枝条上出现,而雄花则多在较幼嫩的下层枝条上。

(三) 外界条件对性别形成的影响

影响植物性别形成的外界条件,主要是光周期、营养条件及激素的施用。

1. 光周期

光周期对花内雌雄器官的分化影响较大。一般情况下,短日照促使短日植物多开雌花,长日植物多开雄花;长日照促使长日植物多开雌花,短日植物多开雄花。如果增加光周期诱导次数,往往使雌雄同株和雌雄异株的雌花数量增加,而在光周期诱导不足时,雄花数量增加。

虽然在相当多的植物种类中,光周期对性别的分化具有显著的影响,但是决定花性别形成的

因素是由植物本身的遗传特性所决定的。光周期的影响只占次要地位,这与光周期诱导成花的要求不同。

2 营养条件

在一些雌雄异株的植物中,C/N 低时,将提高雌花分化的比例。土壤条件对性别分化的影响比较明显。一般说来,氮肥多,水分充足的土壤促进雌花的分化,氮肥少,土壤干燥则促进雄花分化。此外,磷、硼和钾等元素,也都能提高瓜类的雌花率。

3 植物激素

某些植物激素和人工合成的生长调节物质也对植物性别的分化有明显作用。一般说,赤霉素主要促进雄花分化(抗赤霉素的矮壮素等促进雌花分化),而乙烯和细胞分裂素(KT 或 6-BA 等)则主要促进雌花分化。生长素类物质大多是促进雌花分化,这似乎与生长素诱导乙烯合成有关(抗生长素 TIBA 和 MH 抑制雌花出现)。在生产中,烟熏植物可以增加雌花比例。烟中有效成分是乙烯和一氧化碳,一氧化碳的作用是抑制吲哚乙酸氧化酶的活性,减少吲哚乙酸的破坏,提高生长素含量,所以促进雌花分化。

此外,伤害也可以使雄株转变为雌株。番木瓜雄株伤根或折伤地上部分后,新产生的全是雌株;黄瓜茎折断后,长出的新枝条全开雌花。这大概是损伤引起乙烯产生的缘故。

4 其他因素

除上述因素外,温度、光强等环境因子对植物性别分化也有一定影响。一般说来,较高的土壤温度、较低的气温(尤其是夜间)、种子播前冷处理、蓝光光照等,有利于雌花分化;而较低的土壤温度、较高的气温、红光光照等因子则促进雄花分化。

阅读材料 9-2 开花生理

一、花朵开放的条件

各种植物开花物候期的迟早,通常与植物达到花前成熟或与成花诱导的时期有关,这些阶段开始较早的,花芽分化也提早,开花期就偏早。

一、二年生草本植物,开花期的迟早明显受播种期的限制,通常播种早的,开花也较早,因此,为了使同一种植物花期较为集中,生产中非常重视按季节播种。

但常常看到,某些植物,尤其是一些春季开花的木本植物,当花朵发育成熟,不是立即开放。往往较长时间地维持一种"含苞欲放"的状态。显然这是与植物种类有关,但开花物候期也受环境气候与栽培条件的控制。这些控制因素中,最重要的是温度。

(一) 开花前的温度

大量事实表明,花朵开放时期与开花前某一段时期内的气温条件密切相关。花朵发育后期或发育成熟以后,如遇气温较高,就能加速开花过程。自花器官形成至花朵开放,生长在热带的植物,可能这个过程很短,而一些落叶的多年生木本植物,这个过程经历的时间较长。其原因,这些原产温带的木本植物,花器官形成过程中或是形成以后,植株正处于秋、冬季的低温时期,由于温度的限制,植物体处于休眠状态。在这种气候条件的长期影响下,这类植物在花器官发育过程或花器官发育成熟以后,要求通过一个低温休眠时期,然后才能进入开花的准备阶段。

原产于夏季炎热、干旱地区的植物,夏季进入休眠,花芽分化是在休眠期间进行,待休眠结束

后才开花，如水仙、郁金香、仙客来等植物。水仙花花轴伸长的适温是5～9 ℃，茎、叶生长的适温是18～20 ℃，如在休眠结束后，植物体便处于这样的适温下，就能加速开花。

由此指出，花芽分化的某阶段或是分化的整个过程，须在休眠期内进行的植物，它们花芽分化所要求的休眠期低温，与开花前所要求的低温或适温不同，不能混为一谈。例如牡丹和杜鹃，要求2～5 ℃的冬季低温，而当休眠解除后，又要求在15～20 ℃的温度下才能开花。

（二）开花期的适温

花朵的开放，就是花芽的萌发，一般须经过花芽膨大，鳞片开裂，芽开绽和开放等过程，花芽的萌发须有一定的温度条件。一般来讲，温度高，花芽萌发过程加速，各种植物间开花所要求的温度范围不同，如桃为12～14 ℃，鸭梨14～15 ℃，苹果17～18 ℃，柿17 ℃以上，枣19～20 ℃，葡萄20～25 ℃，温州蜜柑17. 6～18 1 ℃。可见，不同植物都有开花的最适温度，并且落叶树的花期，由于多数是集中在春季，因而要求的温度略低。同一树种的不同品种花期最适温度也不一样，如葡萄中康拜尔早生和玫瑰露是17 ℃左右，而甲州是20 ℃，白玫瑰为25 ℃。因此，同一地区的不同品种花期有较大差异。

草本植物花朵开放时期，也明显受温度控制，同样是与原产地的气温条件有关。原产于热带、亚热带地区的一年生花卉，开花的适温偏高，如牵牛花、鸡冠花，凤仙花、半枝莲和莺萝等，花朵开放须在25～30 ℃的温度条件下，花期多在夏、秋间。而原产于温带及较冷凉地区的二年生秋播花卉，开花的适温就偏低，如紫罗兰、雏菊、金盏菊和三色堇等，温度须在5～15 ℃左右才开花，花期便集中在早春。一些对温度要求适中的花卉，如金鱼草、蜀葵和虞美人等，开花适温在15～25 ℃之间，花期在初夏，秋菊的开花适温是10～16 ℃，因此花期在11月，但入秋以后气温降低，影响开花品质。

由于温度对花期的这种决定性作用，因此同一品种往往因栽培地纬度条件不同，花期作相应的变动。例如，梅花花期平均温度在8 ℃，当栽植在我国西南与华南地区，花期在12月至翌年1月，在华中地区，花期在2—3月，在北京花期可延至4月上旬。

Bingham (1957) 指出，纬度每北移一度，大多数松树的开花期要推迟5 d。

（三）开花期的光照条件与肥水条件

光照、水分和植物体内营养状况，以及栽培管理措施，也都会影响花的开放。

大部分落叶树木，是在春季长日照条件下开花的。这些植物当花芽形成后遇到日照延长环境，开花便加速。二年生叶菜类蔬菜，当花芽分化以后，长日照及较高的温度，能促进抽薹开花。一些草本花卉，不论是在春季长日照或秋季短日照条件下开花，当光照充足，开花便加速，花期也较长，这是众所周知的。

植物体内的营养水平，也影响到开花。那些营养状况较好的壮年和幼年树，开花期一般要比老弱树提早些。

二、开花的时间节奏

植物花朵发育成熟，不是立即开放，开放的时间因种类而不同，而且开放与闭合的时刻有一定的规律。

开花不仅有一定的时期、月龄，就是在同一天内，开放与闭合也遵照一定的时刻。早在18世纪，植物学家林奈为了确切证明开花时间与光照的关系，编制出24 h内花朵开放顺序的“花时钟”（如表9—4）。

表 9-4　一些花卉开放时间（“花时钟”）

花卉名称	开花时间/h	花卉名称	开花时间/h
蛇　床	3	马齿苋	10
牵牛花	4	万寿菊	16
蔷　薇	5	茉莉花	17
尤　葵	6	烟　草	18
芍　药	7	剪秋罗	19
莲　花	8	夜来香	20
半枝莲	9	昙　花	21

花时钟的正确无误更证实了植物花朵开放时间严格受 24 h 为一周期的时间节律的控制。花时钟是由黎明或黄昏的交替出现而引起的，是对光照强度变化的一种响应。

花朵闭合的现象之一是花朵因凋萎而最终闭合。目前发现，花朵的最终凋萎或关闭通常出现在花朵授粉以后。如马齿苋花瓣关闭是出现在花朵授粉后 4 h。这是因为雌蕊柱头授粉以后，花瓣已基本失去作用，因而出现花瓣凋萎脱落。

第七节　草本与木本植物成花的比较与花期控制

植物营养器官和生殖器官生长与开花的交替，是从花的顶端花原基的形成开始的。草本植物与木本植物，由于在系统发育上地位的不同，其生长与发育的某些特点，以及所要求的环境条件也不完全相同。只有明确不同植物成花习性上的特点，在生产上实际应用时，才能采取相应的花期控制或称“催延花期”措施。

一、草本植物

（一）生育特点

1. 一、二年生草本植物

一年生植物大多原产热带及亚热带，不能忍受 0 ℃以下低温，只能在无霜期内完成生活史，一般没有低温春化的要求，但存在一个较高温度的“感温阶段”，即需要在 5～12 ℃，经 5～15 d 的温度处理，在温带地区日照日趋变短的夏末初秋通过光周期，完成花芽分化并开花，因而属于短日照植物，可以通过短日照或长日照处理促进或抑制栽培。

二年生植物大多原产温带，具有一定的抗寒性，可忍受 −5～ −4 ℃低温，但不能忍耐炎热，一般在 0～10 ℃经 30～70 d 完成春化作用。在春季长日照条件下通过光周期进行花芽分化，因而多属于长日植物。研究低温春化和光周期诱导成花的大量实验，多数是在这类植物上进行的。

实际上，一年生及二年生植物的分法并不是绝对的，与栽培地区的气候及栽培方式有关。

2　多年生草本植物

多年生草本植物自播种后须经过二年或五六年才能开花。根据越冬情况,这些植物又可分为宿根植物和球根植物。

多年生宿根草本植物花的发育,因植物种类而异,可以在不同季节内进行,因而成花对环境条件的要求也不一致。一般春季开花的,营养生长期要求的温度偏低,而成花期则要求长日照条件,如春兰、鸢尾 夏季开花的,营养生长期要求较高的温度,而成花却要求短日照,如金光菊。由于宿根植物的营养体每年要在露地或是土中通过低温时期,因此很可能存在低温春化的要求,如菊花需要低温春化和严格短日照。不过,在菊花的一生中,低温春化只要求经过一次就可以了,但每年开花前都必须满足短日照的条件。

球根花卉种类虽然很多,但它们成花的规律比较一致。不论是春植或秋植球根,花芽分化一般提前一个生长季,在夏季高温季节进行,因而开花比较整齐。球根类植物的花芽分化存在两种类型,一种类型是花芽分化在地上部叶片抽生以前就已完成,如水仙、郁金香等秋植球根,这些植物进入夏季后地上部枝叶全部枯死,而地下部鳞茎生长并未停止,鳞茎内的花芽分化仍在缓慢进行,即花原基在鳞茎收获前或收获后的夏季休眠期内完成,花芽分化的最适温度在 17～18 ℃。另一种类型是花芽分化在叶片生长后期才进行,如晚香玉、美人蕉、百合和唐菖蒲等多数春植球根和部分秋植球根类花卉,花芽分化时期也正好在夏季高温季节。例如唐菖蒲,其早花型品种通常要在主茎上长有 2 片叶时,生长点开始分化花芽,花芽分化的最低温要求在 10 ℃以上。

(二) 成花的诱导与抑制

花卉的成花诱导和抑制是在了解花卉生育特点及成花习性的基础上,采取物理的或化学的手段促进或延缓其成花过程。在草本植物中,常采用控制温度、光周期诱导、激素应用及栽培管理等调控技术,通过环境因子的控制,实现对花卉的营养生长、休眠、花芽分化的促进和抑制而达到花期调控的目的。

1　温度处理

温度影响生长发育的各阶段,包括打破休眠、春化作用、花芽分化、花芽生长和花茎伸长的控制等方面。进行适当的温度处理可以提前打破休眠形成花芽,加速花芽生长并提早开花 ;反之,不给相应的温度条件可使之延迟开花。对秋播花卉,若改变播种期至春季,在种子萌发后的幼苗期给予 0～5 ℃的低温,可使其完成春化阶段,正常开花。采用降温方法可以拉长花卉的营养生长期或延缓花朵开放时间。如盆养水仙用 2～5 ℃冷水培养,可推迟开花。

2　光照处理

对长日植物和短日植物,可以人为控制光照时数,以提早或延迟其花芽分化和生长来调控花期。通常采取人工补充光照或遮蔽光照,改变自然日长的方法。如对短日植物菊花,在植株长到一定大小时利用遮光和补充光照的方法,配合适当的温度条件可有效地保证菊花的周年供应。利用夜间高强度光照间断暗期,对花卉也有延长日照的作用。

3　生长调节物质处理

植物生长调节剂处理对植物的作用主要表现为 诱导或打破休眠,促进或抑制生长,促进或抑制花芽分化。适时、适法施用生长调节剂可以起到调节花期的作用。如 GA,KT,CEPA,NAA 和 MH 等在生长期喷洒或涂抹球根、生长点、芽等部位会促进侧芽萌发、茎叶生长、提早开

花,而喷洒 TIBA 和 CCC 等生长抑制剂则可明显延迟花期。

4 栽培管理措施

栽培管理技术调控花期的特点是把环境条件与植物作为一个整体。调节繁殖期或栽植期、采用修剪、摘心、摘叶、施肥和控水等措施,均可有效地调节花期。这也是调节花期常用的方法。

二、木本植物

(一) 成花特点

与草本植物相比,温带木本植物的成花具有四个明显的特点:① 有较长的幼年期;② 成花诱导和花芽分化要经过较长的时间;③ 在花芽分化和开花之间有明显的休眠现象;④ 成花与营养生长交替的复杂性。木本植物进入成花年龄后,在同一树体或是在同一枝条上,成花过程与枝条的生长可以同时进行,如腊梅、桃、樱桃、李、苹果和榆等花卉、果树和林木;也可以先后交替进行,如七叶树、瑞香茶花和木绣球等。

基于上述特点,木本植物的成花就要比草本植物更复杂。

(二) 成花诱导因素

研究结果表明,木本植物的成花是由内外因素同时控制的,而且只有那些存在于木本植物体内能诱导成花的某些内因被满足以后,才有利于接受外界环境的光周期或温度的诱导,从而产生成花的转变。

在植物细胞内,存在于染色体中的基因控制着蛋白质的种类,而蛋白质又控制着细胞的结构和代谢,从而决定成花。在细胞外,机体内营养物质的供应状况和激素水平,如碳氮含量 (C/N) 比值或 ABA 和 GA 物质的含量等,控制着成花过程。

就成花的外因而言,土壤中的肥料和水分状况、外界的光照条件、植物体内部的养分供应、植物的遗传性状等都影响植物的生殖生长,从而控制木本植物的成花时期和成花数量,其中植物体内的营养条件的影响更为重要。木本植物成花的这种特性,是这些植物适应多年生生活周期的需要。如果木本植物成花与一、二年生草本植物相仿,也是较简单地受光周期或低温春化的支配,那么植物体所有的顶端和叶腋处的分生组织,均会在同一时期内转向成花,这样也就不具备形成营养体的分生组织,失去了延续营养生长的能力,终致养分耗尽而死亡。因此,植物体只有造成一部分分生组织继续营养生长,而另一部分的分生组织转入成花的不同阶段,并且两者又保持适当的比例,植物的生长和开花结果才能不断延续,生活周期才可持续多年。这些特点更显示出木本植物成花问题的复杂性。

(三) 木本植物的花期控制

调整木本植物的花期,改变花果的物候期,满足人们生活或生产需要,是当今果树、花卉促成栽培或延迟栽培的主要目的。但是木本植物成花的复杂性决定了其成花控制要比草本植物更严格。

生产上通常选用对外界环境要求不十分严格的种类和品种,因为某些品种对外界环境要求

严格,反应较迟钝,往往不容易达到理想的效果。在果树上,主要选用丰产性强,需冷量低,花粉量大,自花结实力高的早熟和特早熟(促成栽培)或晚熟和特晚熟(延后栽培,目前主要是葡萄和桃),并且具有适应性广,抗病性强等特点的品种,如常用于促成栽培的草莓、葡萄、油桃、樱桃、杏和李等种类。同时,应选择那些已进入开花年龄,而且开花结果习性每年都比较稳定,在栽培环境和管理条件上都比较优越的健康植株,供作控制花期的材料,才能取得显著效果。

木本植物在调控方法上与草本植物也有区别,目前主要采用温度处理,通过升温、降温或控制适温的方法,调节植物生长与成花、开花的速率,使花期提前、推迟或延长。通过控制温度,也可起到打破休眠、延长休眠或是强迫休眠的作用,从而控制成花、开花。例如,生长后期(秋末冬初)对植株降温、干燥、摘叶、遮荫等,可抑制其生长,强迫植株提早休眠;休眠后期,通过大棚、温室等人工升温,打破休眠,可促进其提前开花,或人工降温,延长休眠,延迟开花。也可通过冬季增温,夏季降温,使花卉植株周年开花。

对如一品红、叶子花和八仙花等成花对光周期有一定要求的植物,可以通过遮光或移入暗室处理,或人工补充光照,以达到缩短或延长日照时间的效果。还需指出,在进行光周期处理时,必须根据各植物的临界日长和临界光诱导周期数控制日照时数和光诱导周期数。与此同时,还必须配合适宜于植株成花进行的温度条件,否则不能获得理想的效果,因为不适宜的温度还会起抑制成花的作用。

除此之外,激素的应用也同样起到加速开花或延迟开花的作用。某些植物还可以通过早春灌溉、修剪、摘叶和摘心等措施,促进成花或延长花期。

小　结

植物成花是与植物整体生理变化密切联系的、相当复杂的生理过程。花诱导是分生组织形成花原基之前所进行的一切反应及分生组织分化成可辨认的花原基的全过程,至少和五个方面的条件有关:(1) 植物通过幼年期,达到花熟状态;(2) 某些植物必须经过合适的光周期诱导;(3) 某些植物必经一个时期的低温诱导(春化作用);(4) 营养条件;(5) 植物激素。在自然条件下花器官的诱导主要受低温与光周期的影响,在生理上的反应就是春化作用和光周期现象。

要求春化作用的主要是一些一年生越冬植物和二年生植物。感受春化的温度和所需时间因植物物种和品种而异。冬性越弱,春化温度越高,春化时间越短;冬性越强则反之。春化作用进行的时期,一般在种子萌发或植株生长时期。感受低温的部位是茎的生长点,或其他具有细胞分裂的组织。春化作用可被高温解除(去春化)及其之后再进行春化。大多植物的嫁接实验证明,春化后植物体内产生某种特殊物质,且可以运输。

植物对光周期反应类型主要为三种:短日植物、长日植物和日中性植物。长日植物成花要求日长大于临界日长,而短日植物则要求日长小于临界日长。暗期间断处理实验表明,植物感受光周期的部位是叶片,而诱导成花的部位是茎尖。嫁接实验证明短日植物和长日植物叶子产生的开花刺激物是同一种物质,且能够传导,但是至今尚未分离开来。光敏色素介入了光周期的成花反应,短日植物成花要求 Pfr/Pr 的比值低,长日植物要求的比值高。春化作用和光周期理论在

异地引种、控制花期、繁育良种和种子低温春化等生产实践中有重要指导意义。

花芽分化又称花器官的形成,包括花原基的形成、花芽各部分分化与成熟的全过程。

重要概念

花熟状态 幼年期 营养性成年期 春化作用 光周期现象 光周期诱导 长日植物 短日植物 日中性植物 光周期效应 临界日长 临界暗期 光敏素 花芽分化 成花诱导

复习思考题

1. 什么是春化作用?

① 设计一简单实验证明植物感受低温的部位是茎尖生长点。

② 试述春化作用、光周期现象在成花诱导中的作用。

2. 春化作用在农业生产实践中有何应用价值?

3. 如何用实验证明植物感受光周期的部位,以及光周期刺激可能是以某种化学物质来传递的?

4. 如果你发现一种尚未确定光周期特性的新植物种,怎样确定它是短日植物、长日植物还是日中性植物?

5. 南麻北种有何利弊?为什么?

6. 植物的性别表达有什么特点?受哪些因素控制?研究植物的性别分化有何实际意义?

7. 在长日照条件下,有一种烟草即使在其他条件满足的情况下在生长季节也不能开花,在深秋短日的情况下,把它栽培在大田里仍不能开花,请分析原因。

主要参考文献

1. 王忠. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,2000
2. 杨世杰. 植物生物学. 北京:科学出版社,2000
3. 李合生. 现代植物生理学. 北京:高等教育出版社,2002
4. 武维华. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,2000
5. 束怀瑞. 果树栽培生理学. 北京:中国农业出版社,1993
6. 周云龙. 植物生物学. 北京:高等教育出版社,1999
7. 陈忠辉. 植物与植物生理. 北京:中国农业出版社,2001

8. 张宪省,贺学礼. 植物学. 北京:中国农业出版社,2003
9. 北京市农业学校. 植物与植物生理. 北京:中国农业出版社,1980
10. 潘瑞炽. 植物生理学. 北京:高等教育出版社,2001
11. 孟繁静,刘道宏,苏业瑜. 植物生理生化. 北京:中国农业出版社,1995
12. 张曼夫. 生物化学. 北京:中国农业出版社,2002

第十章　植物的成熟与衰老

教学目标要求

理论目标：

1　了解花粉粒和胚囊的发育和结构特点，传粉和受精的过程、特点和意义。

2　理解种子的发育过程，种子成熟时的生理生化变化。

3　掌握果实的生长特点和果实成熟时的生理生化变化。

4　掌握器官衰老和脱落的原因、生理生化变化及调控途径。

技能目标：

1　掌握调控果实生长发育的方法。

2　掌握调控植物器官衰老和脱落的有效途径。

高等植物的有性生殖过程包括花的形成和开放、授粉与受精、胚和胚乳的发育、果实和种子的形成与成熟等阶段。许多植物以种子和果实繁殖后代，多数作物的生产以收获种子和果实为目的，因而了解植物的生殖、成熟与衰老的生理过程及其影响因素，进而采取相适应的农艺措施，促进生殖器官的建成和发育，是十分重要的。

第一节　授粉与受精

花中的雄蕊和雌蕊是直接与生殖有关的部分。雄蕊包括花药和花丝，花药是孕育花粉粒的场所。雌蕊由柱头、花柱和子房组成，子房中的胚珠孕育着胚囊。精细胞（精子）和卵细胞（卵子）分别在花粉粒和胚囊中产生，并经过开花、传粉和受精作用完成有性生殖过程（如图 10–1）。

一、花粉粒和胚囊的发育

（一）花粉粒的发育

1. 花粉粒的发生

花粉是花粉粒的总称，花粉粒是由小孢子发育而成的雄配子体。花粉囊内的花粉母细胞经

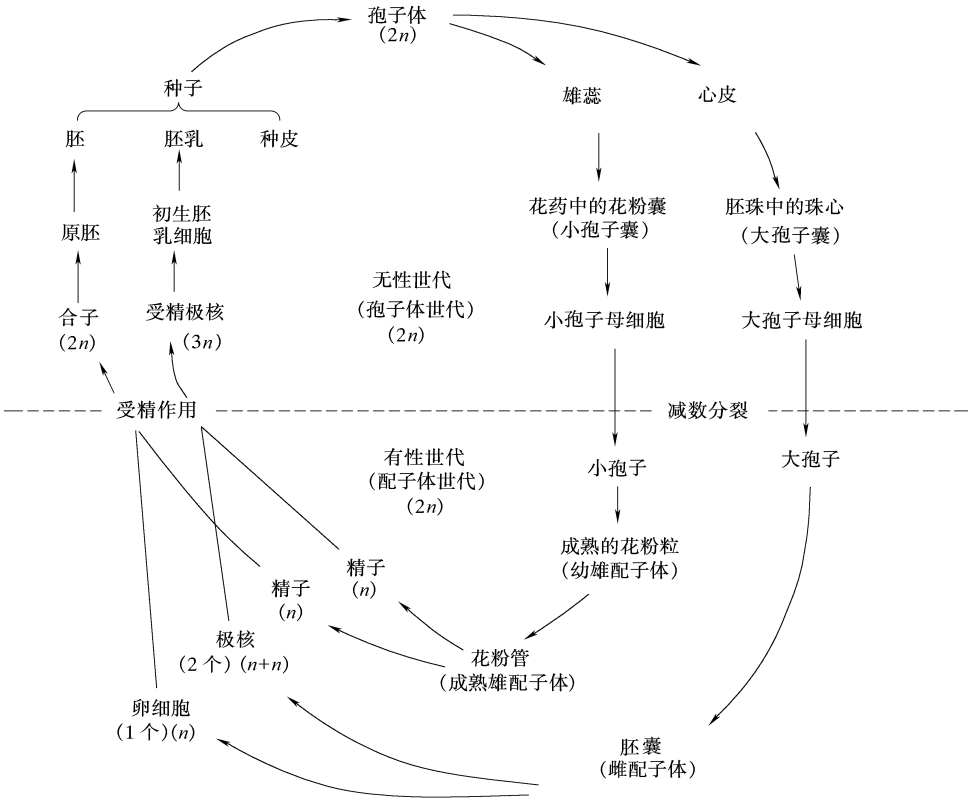


图 10-1　被子植物生活史图解

减数分裂产生四个子细胞（如图 10-2），每个子细胞染色体数目是花粉母细胞的一半。这四个子细胞，起初是连在一起的，称为四分体。不久，这四个细胞彼此分离，最后发育成单核花粉粒。单核花粉粒最后发育为成熟的花粉粒（如图 10-3）。

阅读材料 10-1：减数分裂时间判断

一般植物在花粉母细胞的减数分裂期间，对环境条件变化甚为敏感。例如水稻花粉母细胞减数分裂时期，正是水稻生育中的孕穗期，此时如遇干旱、低温、缺乏营养等都会影响花粉粒的正常形成，从而影响结实，降低产量，因此减数分裂时期是农业生产中加强管理的重要阶段。

为了掌握花粉母细胞的减数分裂时期，除了做压片直接在显微镜下检查外，通常可利用一定的形态学指标或计算方法进行预测。对水稻、小麦等禾本科作物，常可根据顶叶（花序下的叶，又称剑叶或旗叶）叶环与下一叶叶环之间的距离数值、幼穗的长度、幼穗分化开始后的天数和积温指数等来判断。例如水稻当顶叶和下一叶叶环重叠（叶环距为零），颖花长度达到全长的 55%～60%时为减数分裂盛期。小麦顶叶全部长出叶梢（挑旗），顶叶与倒二叶的叶耳距为 2～4 cm时为减数分裂时期。棉花减数分裂时，其花蕾长度达 3～4 cm，花瓣即将露出花蕊。但

有时因品种、地区不同，减数分裂时期也会有所变动，应用多种方法综合分析，较为准确地预测，及时采取相应的农业措施，提高减数分裂的质量，为高产优质打好基础。

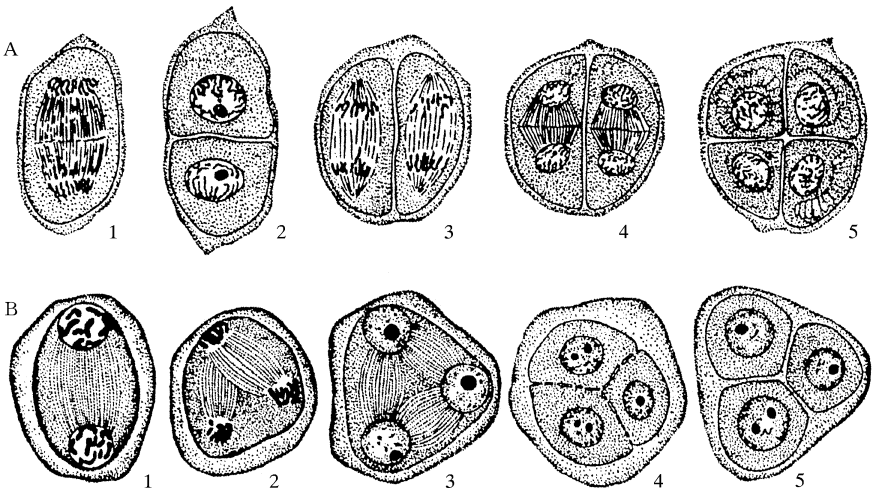


图 10–2　花粉母细胞减数分裂的两种胞质分裂类型

A. 小麦的连续型胞质分裂（1. 减数分裂后期 I　2. 产生分隔壁，形成二分体　3. 后期 II　4. 末期 II　5. 四分体形成）　B. 蚕豆的同时型胞质分裂（1. 减数分裂后期 I　2. 后期 II　3. 末期 II　4. 同时产生分隔壁　5. 四分体形成（另一小孢子在所见的三个小孢子的后方）

引自郑湘如等）

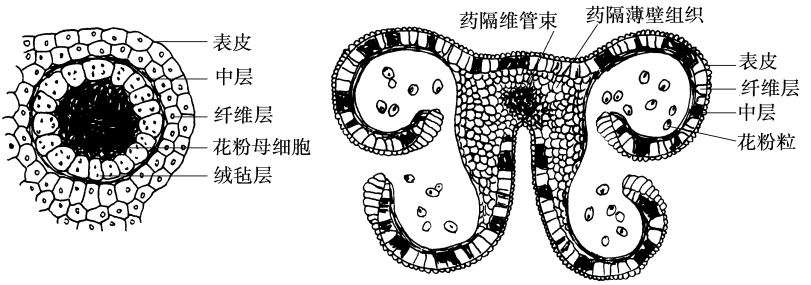


图 10–3　花药横切面结构图

引自郑湘如等）

2. 花粉粒的发育

经减数分裂产生的单核花粉粒壁薄，质浓，核位于细胞中央。单核花粉粒继续从绒毡层细胞中吸取营养而增大体积。随着体积不断增大，细胞中产生液泡并逐渐形成中央大液泡，使细胞核由中央移向一侧。接着进行一次有丝分裂，产生大小不同的两个细胞，大的为营养细胞，小的为生殖细胞。生殖细胞为纺锤形，核大，只含有少量细胞质和细胞器。营养细胞包括原来的大液泡以及大部分细胞质和细胞器，并富含淀粉、脂肪及生理活性物质（如图 10–4）。约有 70% 的被子植物当花粉成熟时只有营养细胞和生殖细胞，如棉、桃、梨、柑橘、茶、大葱、大豆和百合等，此时的

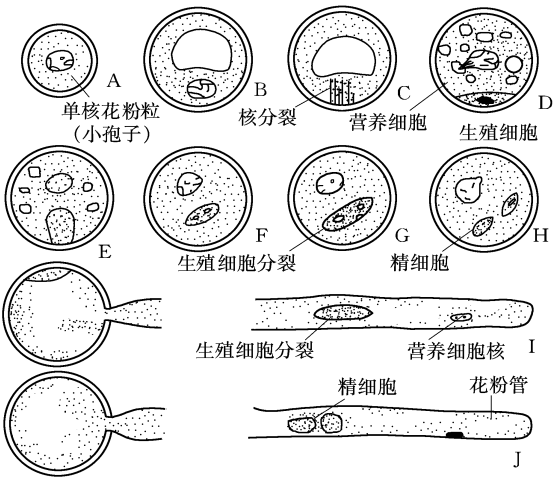


图 10-4　花粉粒的发育与花粉管的形成
A～H. 花粉粒的发育　I,J　花粉管的形成
(引自徐汉卿)

花粉粒称为二核期花粉粒。二核期花粉传粉后,在萌发的花粉管内由生殖细胞进行一次有丝分裂而形成两个精细胞(精子)。另外一些植物的花粉在散出之前,其生殖细胞再进行一次有丝分裂,产生两个精细胞,它们是以含有一个营养细胞和两个精细胞进行传粉的,这种花粉粒被称为三核期花粉粒,如玉米、水稻、油菜、小麦和向日葵等。二核期花粉粒和三核期花粉粒通常又被称为雄配子体,精子则称为雄配子。

现将花粉粒的发育过程图解如下:

花药薄壁细胞(2n)　造孢细胞(2n)
花粉母细胞(2n)　四分体(n)
单核花粉粒
营养细胞(n)
生殖细胞(n)　有丝分裂　精细胞(n)
精细胞(n)

3　花粉粒的形态结构

成熟的花粉粒有两层壁,内壁薄而柔软,具有弹性;外壁厚而坚硬,由于外壁增厚不均匀,花粉壁薄弱的区域常形成萌发孔或萌发沟。当花粉粒萌发时,花粉管由此伸出(如图 10-4)。

花粉粒的形状、大小、颜色、花纹和萌发孔的数目与排列各不相同(如图 10-5),具有较强的种属特异性,可用于判断地质年代、勘探矿藏、研究植物的系统分类、演化和地理分布等,并由此发展为孢粉学。

有关花粉实际应用还表现在许多方面:在农业和林业上,研究花粉的生活力和花粉的贮存条件,进行人工辅助授粉和杂交授粉,以提高结实率或获得优良的杂交组合;利用花药和花粉进行离体培养,产生花粉植物,可作为新的育种方法,它具有减少杂种分离、缩短育种年限、提高选择效率等优点;在医疗保健方面,由于花粉粒的营养丰富,可用花粉制造各种保健食品等。

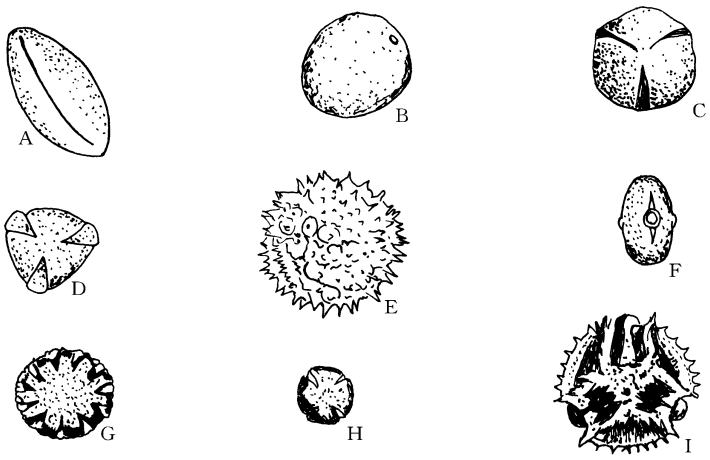


图 10-5　不同植物的花粉粒形态

A　美国鹅掌楸　B　牛尾草　C　美洲山毛榉　D　苹果

E　棉花　F　苔子　G　芝麻　H　柑橘　I　药用蒲公英

(引自徐汉卿)

阅读材料 10-2:花粉的化学组成

成熟花粉的化学组成极为丰富。花粉的内含物主要贮藏于营养细胞的细胞质中,包括营养物质、各种生理活性物质和盐类,它们对花粉的萌发和花粉管的伸长有重要作用。营养物质以淀粉、脂肪为主,此外,还含有果糖、葡萄糖、蛋白质以及人体必需的氨基酸。脯氨酸在花粉中的数量与作用较为突出,脯氨酸的含量常是花粉育性的重要标志,不育的花粉中脯氨酸显著减少。花粉中含有多种维生素,尤以 B 族维生素最多。花粉中可能含有多种植物生长调节物质,如 IAA,CTK,GA,ETH 和芸薹素等,人们相继在葡萄、百合花药中发现 GA,柑橘花粉中发现 ETH,油菜花粉中提取出芸薹素,但一种花粉不一定同时都含有几类激素。花粉的生长调节物质可抑制或促进花粉生长。花粉中含有各种不同的酶,主要是水解酶或转化酶,如淀粉酶、脂肪酶、蛋白酶、果胶酶和纤维素酶等。酶对花粉管生长过程中物质代谢、花粉的贮藏物质分解及外界物质的吸收利用起重要作用。花粉中还含有花青素、糖苷等色素,以及占干重的 2.5%～6.5%的无机盐。色素能减少紫外线对花粉的伤害,保护花粉。花粉与其他植物组织一样,含有多种矿质元素。因而花粉制品已成为保健食品。

花粉粒外壁上存在一种糖蛋白,称为花粉识别蛋白,该蛋白能与柱头外膜上的特异蛋白质的受体相结合,决定了花粉是否萌发,或决定了雌雄配子是否结合。

(二) 胚囊的发育与结构

当胚珠发育的同时,珠心内部也发生变化(如图 10-6)。最初珠心是一团相似的薄壁组织细胞,以后,靠近珠孔端内的珠心表皮下,有一个迅速增大的细胞,细胞核大,细胞质浓,称孢原细

胞。由孢原细胞经过一系列的分裂变化形成胚囊母细胞（又称大孢子母细胞）。而水稻、小麦和百合等，其孢原细胞直接长大形成胚囊母细胞。胚囊母细胞接着进行减数分裂，形成四个单倍体的大孢子，其染色体数目减半。四个大孢子排成一纵行，其中靠近珠孔的三个逐渐退化消失，仅合点端的一个发育为单核胚囊。然后单核胚囊细胞核连续进行三次有丝分裂，不发生胞质分裂，第一次分裂形成两个子核，分别移向胚囊两极，再各自分裂两次，结果胚囊两端各有四个核。接着，各有一个核向胚囊中部靠拢，这两个核称为极核。近珠孔端的三个核，形成三个细胞，中间较大的一个是卵细胞（雌配子），两边较小的两个是助细胞，靠近合点端的三个核也形成三个细胞，称为反足细胞。至此，由单核胚囊发育成为具有七个细胞或八核的成熟胚囊（雌配子体）（如图10-7）。

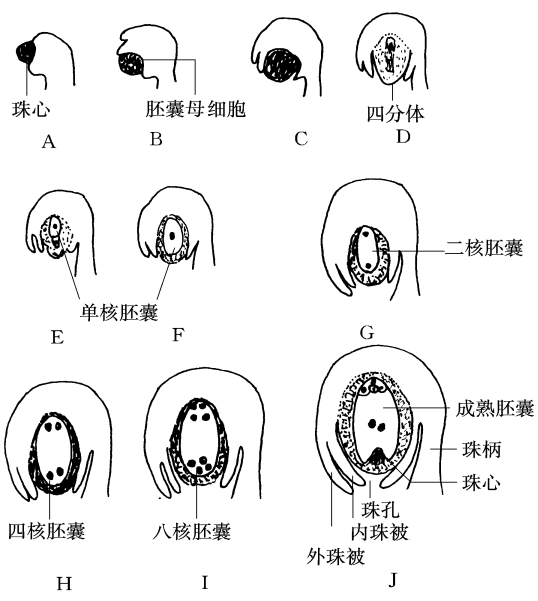


图10-6　胚珠和胚囊发育过程（A～J）
（引自 Holman 和 Robbins）

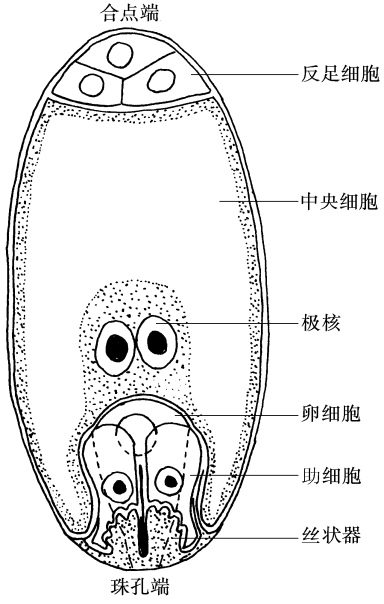


图10-7　成熟胚囊图
（引自李扬汉）

现将胚囊的发育过程图解如下：

孢原细胞（2n）
- 周缘细胞 —分裂→ 形成珠心的一部分
- 造孢细胞（2n）→ 胚囊母细胞（2n）—减数分裂→ 四分体（4）—3个消失 1个发育→ 单核胚囊（1）—3次有丝分裂→ 7细胞或8核胚囊
  - 卵细胞1个（1）
  - 助细胞2个（1）
  - 中央细胞1个（2n）［含极核2个（1）或次生核1个（2n）］
  - 反足细胞3个（1）或多个

二、传粉

成熟花粉粒借助外力传到雌蕊柱头上的过程，称为传粉。传粉有自花传粉和异花传粉两种方式。

(一) 自花传粉与异花传粉

1. 自花传粉

从狭义上看，成熟花粉粒落到同一朵花的雌蕊柱头上的过程，称为自花传粉。但在农业生产上，自花传粉可扩大至同株异花间的传粉，果树栽培上还可扩展至同品种异株间的传粉，如小麦、水稻、棉花、大豆和番茄等都是自花传粉。而最典型的自花传粉是闭花受精，如豌豆、花生的花尚未开放，雄蕊的花粉粒在花粉囊中即已萌发，花粉管穿出花粉囊壁，趋向柱头生长，进入子房，将精子送入胚囊，完成受精。闭花受精可避免花粉粒被昆虫所吞食，或被雨水淋湿而遭破坏，是对环境条件不适于开花传粉时的一种合理的适应现象。

2. 异花传粉

异花传粉是指一朵花的花粉，落到同株或异株的另一朵花的柱头上的过程，如玉米、向日葵、油菜、苹果和瓜类等。

自然界里异花传粉植物较普遍，从植物进化的生物学意义来看，异花传粉比自花传粉优越。异花传粉植物的雌、雄配子的遗传性具有较大差异，由它们结合产生的后代具有较强的生活力和适应性，而自花传粉植物正相反。

(二) 植物对异花传粉的适应

由于长期自然选择和演化的结果，不少植物的花在结构和生理上形成了许多避免自花传粉而适应异花传粉的性状（如表 10-1）。

表 10-1　植物对异花传粉的适应方式

性　状	特　征	代　表　植　物
单性花	具有雄蕊或具有雌蕊的花，有雌雄同株和雌雄异株	雌雄同株：玉米、瓜类等 雌雄异株：大麻、菠菜、桑、杨和柳等
雌雄异熟	两性花中雌蕊与雄蕊成熟时间不一致，造成雌雄花期不遇	雄蕊先熟：玉米、向日葵、苹果和银杏等 雌蕊先熟：油菜、甜菜、车前和柑橘等
雌雄异长	两性花中雌蕊与雄蕊的长度不一	荞麦、报春花等
雌雄异位	两性花雌蕊与雄蕊的空间排列不同	
自花不孕	花粉粒落到同一朵花或同一植株花的柱头上而不能受精结实	鸭梨、向日葵、荞麦和番茄等

(三) 传粉媒介

异花传粉的媒介主要是风和昆虫，少数以水、鸟、蜗牛及蝙蝠等为媒介。由于长期的演化，不

同植物对传粉媒介往往产生一些相适应的结构（如表 10-2）。

表 10-2　植物对传粉媒介的适应方式

类　型	传粉媒介	花的结构特点	代表植物
风媒花	风	花被小或退化，不具鲜艳的颜色，无蜜腺和香气；花丝细长或具柔荑花序，花粉粒多，小而轻，外壁光滑干燥；雌蕊的柱头呈羽毛状	水稻、小麦、玉米、杨、柳和桦木等
虫媒花	昆虫，如蜂、蝶、蛾、蚁等	花冠大，具鲜艳的色彩，有气味或蜜腺；花粉粒较大，外壁粗糙，有花纹，有黏性	向日葵、黄瓜和油菜等

据估计，一株玉米大约可产生 1500 万～3000 万个花粉粒，可借风传到 200～250 m 的距离。所以，在进行玉米杂交试验和制种时，必须有数百米的隔离区，以防混杂。

（四）农业上对传粉规律的利用

1. 异花传粉的利用

异花传粉的植物常会出现花期不遇或受环境条件的影响，如气候不良，缺乏适当的传粉媒介等，从而减少受精的机会，造成作物减产。在农业生产中，采用人工辅助授粉的方法，以弥补授粉不足，可大幅度提高作物产量和品质。例如，向日葵在自然条件下，空秕粒较多，如果进行人工辅助授粉，则可提高结实率和含油量；对玉米进行人工辅助授粉，可减少果穗顶端缺粒，提高结实率，可增产 8%～10%。

对一些虫媒传粉作物和果树，在田间或果园养蜂，可起到良好的辅助授粉效果，有利于增产。鸭梨是自花不孕植物，核桃、苹果等为雌雄异熟植物，可配置授粉树，以提高结实率。

2. 自花传粉的利用

自花传粉虽引起后代衰退，但对提纯作物品种是有利的。在玉米育种中，选择具有某些优良性状的单株，进行人工自花传粉（即自交），经过连续 4～5 代严格的自交和选择后，生活力虽有衰退，但在苗色、叶型、穗粒和生育期等方面达到整齐一致时，就能成为一个稳定的自交系。利用两个自交系配制杂种，具有显著的增产效益。

三、受精

精细胞与卵细胞相互融合的过程称为受精。被子植物的卵细胞位于子房内胚珠的胚囊中，而精子在花粉粒中，因此，精子必须依靠花粉粒在柱头上萌发形成花粉管向下传送，经过花柱进入胚囊后，受精作用才有可能进行。

（一）花粉粒的萌发和花粉管的伸长

授粉是受精的前提。具有生活力的花粉粒落到雌蕊的柱头上，被柱头表皮细胞吸附后，花粉识别蛋白与柱头表面的特异蛋白质薄膜相互识别。如果两者是亲和的，则花粉粒可得到柱头的滋养并从周围吸水，代谢活动加强，体积增大，花粉粒内壁由萌发孔突出伸长为花粉管，此过程称花粉粒的萌发（如图 10-8，图 10-9）。

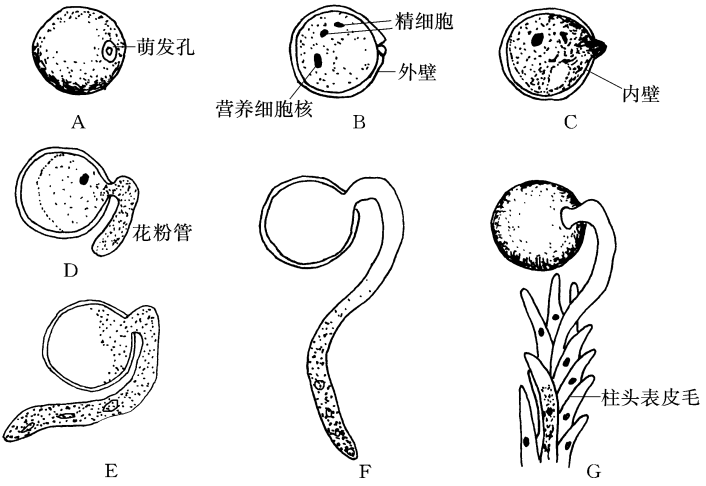


图 10-8　水稻花粉粒萌发和花粉管生长 (A～G
引自郑湘如等)

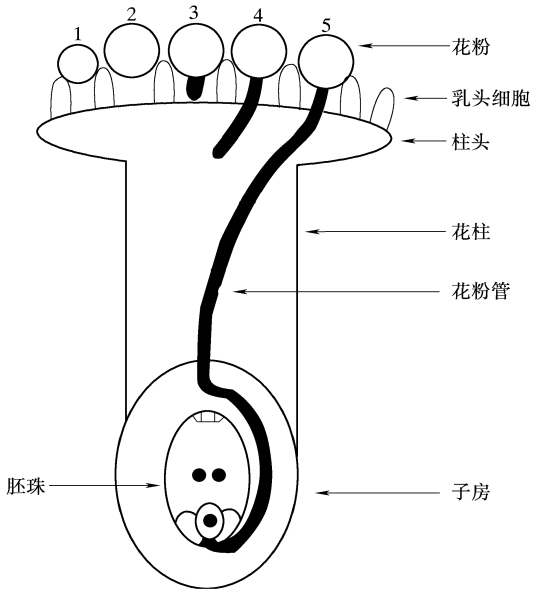


图 10-9　雌蕊的结构模式及花粉的萌发过程
1. 花粉落在柱头上　2. 吸水　3. 萌发　4. 侵入花柱细胞　5. 花粉管伸长至胚囊

花粉粒萌发后,花粉管进入柱头,穿过花柱而到达子房。当花粉管生长时,花粉粒中的内容物几乎全部集中在花粉管的近顶端。如果是三核期花粉粒,则包括一个营养核和两个精细胞、细胞质和细胞器 如果是二核期花粉粒,生殖细胞在花粉管中再分裂一次,形成两个精细胞。花粉

管到达子房后，通常从珠孔进入胚囊，称为珠孔受精；少数植物的花粉管从合点部位进入胚囊，称为合点受精；或从胚珠中部进入胚囊，称为中部受精。为什么花粉管总能准确地伸向胚珠和胚囊呢？目前有研究认为，花柱道、子房内壁、胎座、珠孔道和助细胞等，能分泌某些化学物质（如钙、硼），诱导花粉管的定向生长。

（二）双受精的过程及其意义

1. 双受精的过程

花粉管进入胚囊后，花粉管先端破裂，两个精细胞、营养核和其他内容物释放于胚囊。其中一个精子与卵细胞融合形成受精卵（合子），受精卵将来发育为胚；另一个精子与两个极核融合，形成三倍体的初生胚乳核，将来发育成胚乳（如图 10－10）。这种由两个精子分别与卵细胞和极核融合的现象，称为双受精作用。双受精作用是被子植物有性生殖所特有的现象。

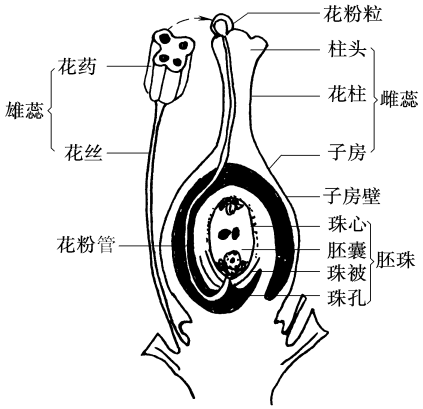


图 10－10　被子植物的受精
（引自陈忠辉等）

2. 双受精的意义

首先，精卵融合，即由两个单倍体的雌、雄性细胞融合，形成二倍体的合子，恢复了各种植物体原有的染色体倍数，保持了物种的相对稳定性；其次，由于精卵融合，将父、母本具有差异的遗传物质重新组合，形成具有双重遗传性的合子，从而极大地丰富了后代的遗传性和变异性，为生物进化提供了选择的可能性和必然性；另外，精子与极核融合，形成三倍体的初生胚乳核，同样具有父、母本双亲的遗传性，生理活性更强，形成胚乳后以营养物质供胚吸收，可使子代生活力更强，适应性更广。因此，双受精在植物界有性生殖中是最进化、最高级的形式。

阅读材料 10－3：受精的调控

一、影响受精的因素

（一）花粉的活力

成熟的花粉自花药散发出来，在一定时间内有生命力，即有一定的寿命。植物花粉的寿命因植物而异。在自然状态下，水稻花粉寿命只有 5～10 min，小麦 15～30 min，玉米 1 d，梨、苹果 70～210 d。一般刚从花药中散发出来的成熟花粉活力最强，随时间延长花粉活力下降。高温、高湿、高氧条件下花粉易丧失活力，因为在高温、高湿、高氧的条件下，花粉的代谢活动，营养物质消耗，酶活性衰退，有害物质积累，以及病菌感染等都加快，从而加速了花粉的衰老与死亡。在人工辅助授粉和杂交育种中，为了解决亲本花期不遇或异地授粉，要采集花粉并暂时贮藏花粉，一般采取干燥、低温、低氧和高 CO_2 浓度来贮存花粉。通常相对湿度在 6%～40%（禾本科花粉要 40%以上相对湿度），温度控制在 1～5 ℃，如苹果花粉在 3 ℃，10%～25%相对湿度的环境中保存 350 d 仍有 60%以上的发芽率。

花粉的萌发与花粉管的生长表现出集体效应，即落在柱头上的花粉密度越大，萌发的比例越高，花粉管生长越快。这是因为花粉中存在生长素，花粉数量越多，生长素也就越多，所以能促进花粉的萌发和花粉管的生长。

（二）柱头的活力

柱头活力决定了柱头授粉能力持续的时间，直接关系到受精的成败。胚珠寿命减去授粉受精之间的时间（即花粉管伸长到达胚珠所需的时间），其差值即为有效授粉期。柱头生活力持续时间的长短因植物种类而异，水稻一般能持续6～7 d。在杂交水稻的制种中，如果能提高不育系柱头的外露率和生活力，就能大幅度提高制种产量。

（三）环境条件

受精是雌雄细胞的结合过程，伴随着雌雄细胞的识别和融合，发生着许多代谢反应。这些反应除受两者的亲和性和活性影响外，还受温度、湿度等外界环境条件的控制。

1. 温度

温度影响花药开裂，也影响花粉（王忠，1990）的萌发和花粉管的生长。如水稻开花受精的最适温度是25～30℃，在15℃时花药不能开裂，在40～50℃下，花药容易干枯，柱头已失活，无法受精。

2. 湿度

花粉萌发需要一定的湿度，空气相对湿度太低会影响花粉的生活力和花丝的生长，并使雌蕊的花柱和柱头干枯。但如果相对湿度很大或雨天开花，花粉又会过度吸水而破裂。一般来说，70%～80%的相对湿度对受精较为合适。

3. 其他影响植株营养代谢和生殖生长的因素

土壤水肥条件、株间的通风、透光等因素能影响雌雄蕊的发育而影响受精。

二、受精作用的调控

受精易受外界条件的影响，农业生产上应结合当地气候的具体情况，选用生育期合适的优良品种，适当调节播期，加强栽培管理，使作物在传粉、受精期间少受不良环境的影响，保证传粉、受精的顺利进行。

离体受精是在离体培养条件下完成植物传粉和受精作用，是人工对植物受精作用进行调控，主要应用于遗传育种的研究中。离体受精的主要方法是在无菌条件下取出传粉的胚珠或子房，撒上花粉，置于培养基上生长，在试管中完成花粉萌发，花粉管伸入胚珠以至受精作用的全过程，最后得到能正常发芽的生活种子。

离体受精的技术建立以来，至今已在烟草、甘蓝、矮牵牛、石竹、玉米、小麦和黑麦等几十种植物和杂交组合中，取得了不同程度的成功。在育种中，应用离体受精对于克服某些自交或杂交不亲和现象，有着很大的潜力和诱人的前景。

四、受精后的变化

（一）受精后形态结构变化

卵细胞受精后，花的各部分发生显著变化。花萼、花冠一般枯萎（花萼有宿存的），雄蕊以及雌蕊的柱头和花柱也凋萎，而胚珠发育成种子，子房发育成果实，花柄成为果柄。

被子植物受精后由花至果实和种子的发育过程图解如图 10-11 所示。

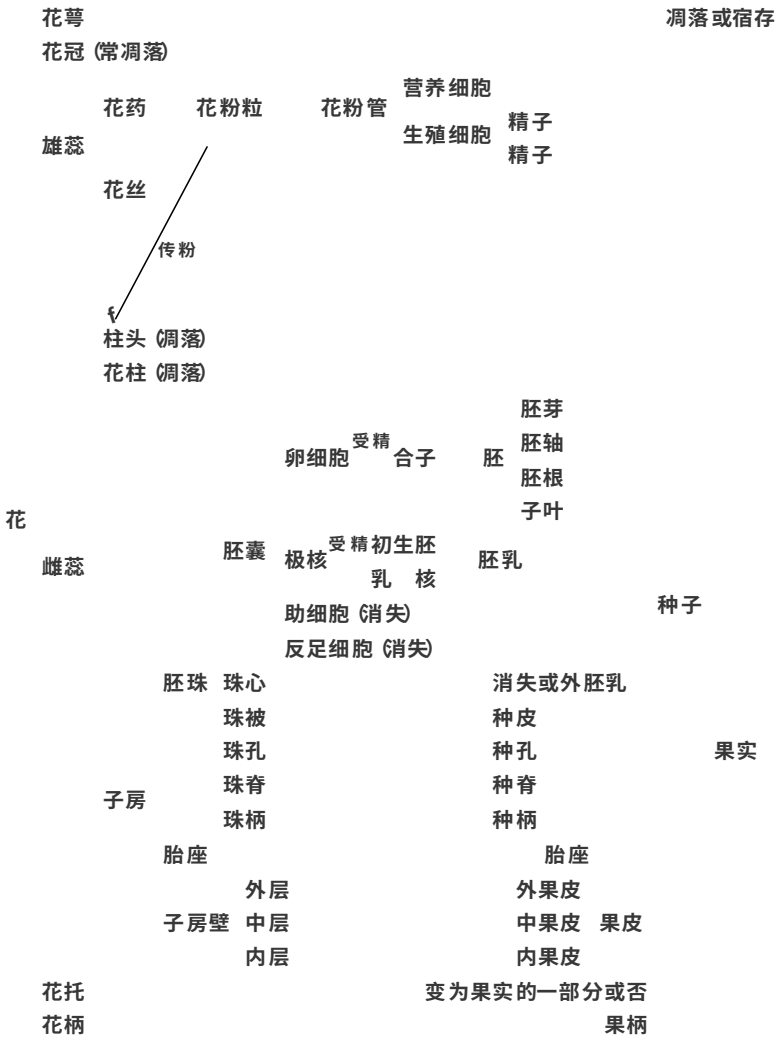


图 10-11　被子植物受精后由花至果实和种子的发育过程

1. 种子的形成

双受精之后,胚珠发育成种子,它包括胚、胚乳 (或无) 和种皮三 (或两) 部分。

(1) 胚的发育　胚是新一代植物体的雏形。胚的发育是从合子的分裂开始的。合子横分裂为两个异质细胞,近珠孔端的一个较大,称为基细胞 (柄细胞),近合点端的一个较小,称为顶细胞 (胚细胞)。顶细胞以后发育,进行多次分裂形成胚体。基细胞分裂主要形成胚柄,或者部分也参加胚体的形成。胚柄能将胚体推入胚乳,有利于从胚乳中吸收养分,它也能从外围组织中吸收养

分和加强短途运输，此外胚柄还能合成激素。胚的发育分为原胚阶段和胚的分化与成熟阶段两个时期。下面以十字花科植物荠菜为例说明双子叶植物胚的发育（如图 10-12）。顶细胞首先进行两次相互垂直的纵分裂，形成四个细胞，然后每个细胞又各自进行一次横分裂，产生八分体。此后，八分体经各方向连续分裂，形成了多细胞的球形原胚。球形胚以后的发育，是顶端部分两侧细胞分裂快，形成两个突起，使胚呈心形，称为心形胚期。这两个突起以后发育成两片子叶，两片子叶中间凹陷部分逐渐分化成胚芽。与此同时，球形胚体基部细胞和与它相接的那个胚柄细胞，不断分裂共同分化为胚根。胚根与子叶间的部分为胚轴。此时完成幼胚分化。随着幼胚不断发育，胚轴伸长，子叶沿胚囊弯曲，最后形成马蹄形成熟胚，胚柄逐渐退化消失。这样，一个具有子叶、胚芽、胚轴和胚根的胚就形成了。

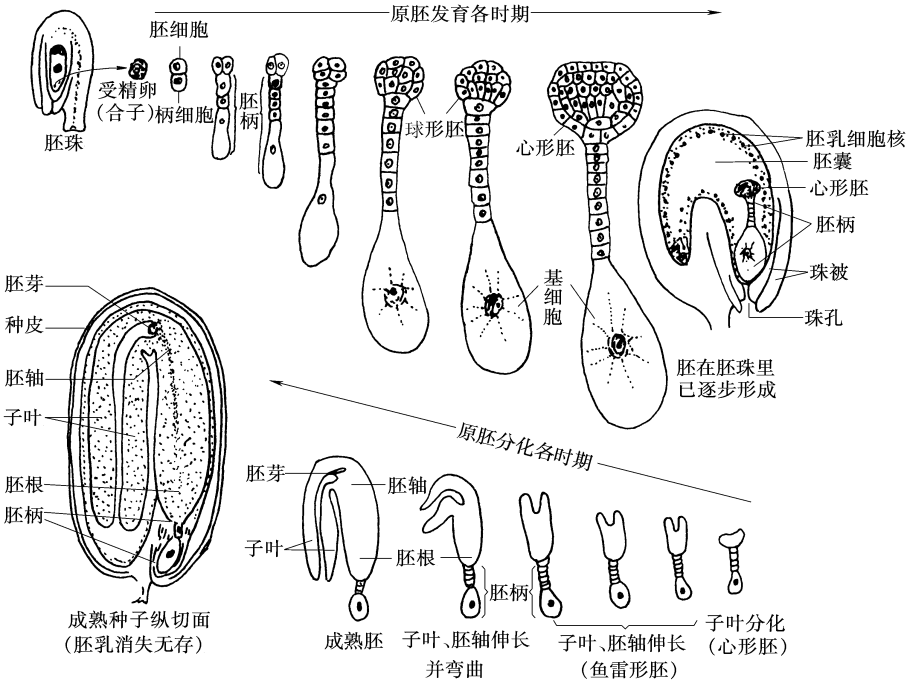


图 10-12　荠菜胚的发育

单子叶植物胚的发育和双子叶植物胚的发育相比有共同之处，也有很多不同。以小麦为例说明（如图 10-13）：

小麦合子休眠后第一次分裂，常为倾斜的横分裂，形成顶细胞和基细胞。接着，各自再分裂一次，形成四细胞原胚，以后四个细胞又各自不断地从各个方向分裂，增大了胚体的体积，进一步形成棒状，称为棒状胚。以后在棒状胚的一侧出现一个凹陷，此凹陷处形成胚芽。胚芽上面的一部分发育成盾片（内子叶），由于这一部分生长较快，所以很快突出在胚芽之上。在以后的发育中胚分化形成胚芽鞘、胚芽（它包括茎端原始体和几片幼叶）、胚根鞘和胚根。在胚上还有一外胚叶，位于与盾片相对的一侧。

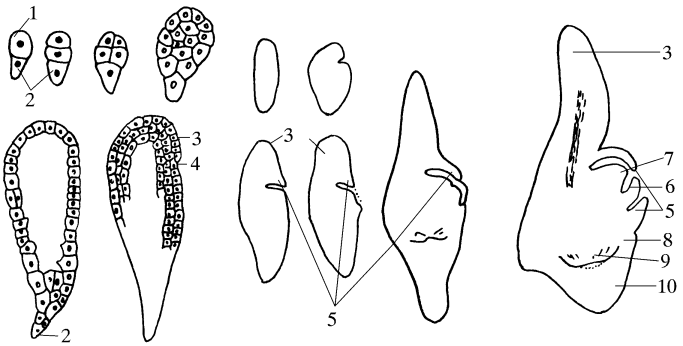


图 10-13　小麦胚的发育过程

1. 顶细胞　2. 基细胞　3. 内子叶(盾片)　4. 生长点　5. 胚芽鞘　6. 第一营养叶　7. 胚芽生长点　8. 外子叶　9. 胚根　10. 胚根鞘

(2) 胚乳的发育　被子植物的胚乳是由初生胚乳核发育而来,常具三倍染色体。胚乳的发育主要分为核型、细胞型两种。

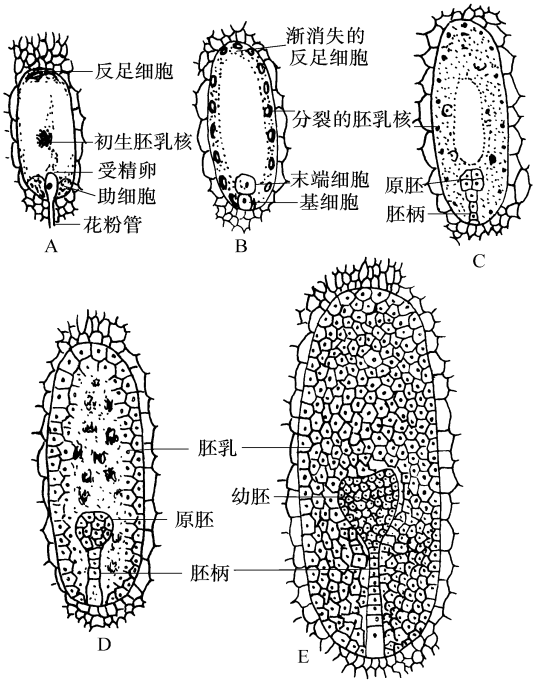


图 10-14　双子叶植物核型胚乳发育过程的模式图

A. 初生胚乳核开始发育　B. 继续分裂,在胚囊周边产生许多游离核,同时受精卵开始发育　C. 游离核更多,由边缘逐渐向中部分布　D. 由边缘向中部逐渐产生胚乳细胞　E. 胚乳发育完成,胚仍在继续发育中

(引自郑湘如)

① 核型胚乳　初生胚乳核第一次分裂和以后的细胞核分裂均不伴随形成细胞壁，胚乳核以游离状态分布在胚囊中。随着胚乳核的增加和液泡的扩大，胚乳核常被挤到胚囊的周缘排成一薄层。游离核的数目随植物种类而异。待胚乳发育到一定阶段，在胚囊周围的胚乳核之间，先出现细胞壁，此后由外向内推进逐渐形成胚乳细胞。这种核型胚乳是被子植物中最普遍的发育形式，多数双子叶植物和单子叶植物的胚乳发育属此类型（如图 10-14）。

② 细胞型胚乳　细胞型胚乳的特点是胚乳核分裂后，随即产生细胞壁，形成胚乳细胞，所以，胚乳自始至终没有游离核时期。如番茄、烟草和芝麻等大多数双子叶合瓣花类植物的胚乳属此类型（如图 10-15）。

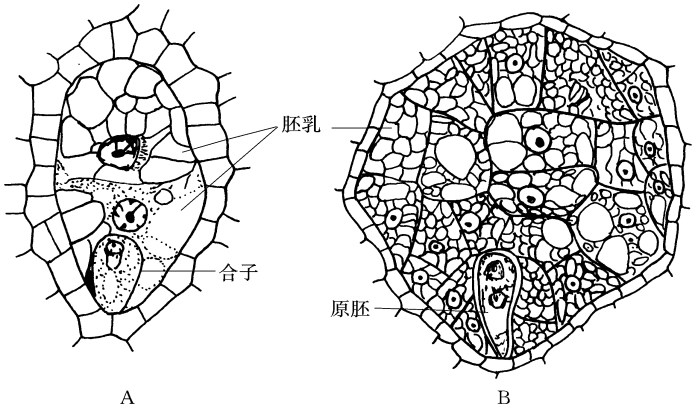


图 10-15　矮茄细胞型胚乳的初期发育图

A 2 细胞时期　B 多细胞时期

（引自郑湘如）

(3) 种皮的发育　在胚与胚乳发育过程中，胚珠的珠被发育成种皮，位于种子外面起保护作用。具有两层珠被的胚珠，常形成两层种皮，即外种皮和内种皮，如油菜、蓖麻。但也有一层珠被的，形成一层种皮，如向日葵、胡桃和番茄等。但有的植物虽有两层珠被，在形成种皮时仅由一层形成，另一层被吸收，如大豆、南瓜的种皮主要由外珠被发育而来，小麦、水稻等的种皮则主要由内珠被发育而成。有些植物的种皮外面还有假种皮。假种皮由珠柄或胎座等部分发育而成，如荔枝、龙眼的可食部分是珠柄发育而来的假种皮。

2　果实的形成与结构

受精作用完成后，花的各部分发生显著变化。花被枯萎脱落，有的花萼宿存，柱头和花柱枯萎凋谢，只有子房连同其中的胚珠生长膨大，发育成果实。花梗变为果柄。果实包括由胚珠发育的种子和由子房壁发育的果皮，这种单纯由子房发育成的果实称真果，如桃、玉米、茶、大豆和柑橘等。有些植物的果实，除子房外，还有花的花托、花萼、花冠，甚至整个花序也都参与果实形成和发育，如瓜类、苹果、菠萝和梨等的果实，这类果实称为假果。

真果的结构比较简单，外为果皮，内含种子。果皮可分为外果皮、中果皮和内果皮三层（如图

10-16)。外果皮上常有角质、蜡质和表皮毛,并有气孔分布。中果皮很厚,占整个果皮的大部分,在结构上各种植物差异很大,如桃、李、杏的中果皮肉质,刺槐的中果皮革质等。内果皮各种植物差异也很大,有的内果皮细胞木质化加厚,非常坚硬,如桃、李和核桃;有的内果皮膜质,内表皮毛变为肉质化的汁囊,如柑橘、柚等;有的内果皮分离成单个的浆汁细胞,如葡萄、番茄等。

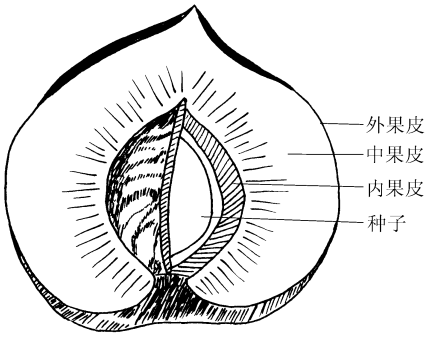


图 10-16　桃果实纵切面
(引自李桂琴)

假果的结构比较复杂,除子房外,还有花的其他部分参与果实的形成。如苹果、梨的可食部分,主要由花托发育而成,而真正由子房发育来的中央核心部分占很少比例,其内为种子。瓜类的果实也属假果,其花托与外果皮结合成为坚硬的果壁,中果皮和内果皮肉质。桑葚和菠萝的果实由整个花序发育而成。

(二) 受精的生理生化变化

在受精过程中,植物体发生强烈代谢变化:呼吸速率提高,据测定棉花在受精时雌蕊的呼吸速率比开花的当天增加2倍;内源激素含量提高,除生长素外,苹果受精后3周发现幼果内有细胞分裂素存在;物质的转化和运输速率提高。生长素的迅速增加使子房成为一个竞争力很强的代谢库,大量营养物质转化运输到子房,以满足其日益膨大之需要。

总之,雌蕊由于传粉受精而发生许多生理、生化变化,使植物体的生长中心转向种子和果实,使大量的有机物质向种子和果实集中。由此可见,新个体发生的传粉受精过程对母体影响很大,在一些一次结实的植物中,常使母体衰老甚至死亡;而在多次结实的植物中,也存在调控当年结实与继续生长的关系。

(三) 单性结实

植物不经受精作用而形成果实的现象称为单性结实。单性结实的果实里不含种子,称为无籽果实。单性结实有两种情况:一种是天然单性结实,特点是子房不经过传粉、受精或其他任何刺激而形成无籽果实,如香蕉、柑橘、柿、瓜类、葡萄和柠檬的某些品种;另一种是刺激性单性结实,特点是子房必须经过一定刺激,才能形成无籽果实,如利用马铃薯的花粉刺激番茄花的柱头,或用某些苹果品种的花粉刺激梨的柱头均可得到无籽果实,低温和高光强度可以诱导番茄产生无籽果实,短光周期和较低的夜温可导致瓜类出现单性结实,农业上利用生长素处理某些植物的雌花,也能得到无籽果实。如近年来用一定浓度的2,4-D,IAA或NAA等生长素水溶液喷洒西瓜、番茄或葡萄等的花蕾,都能获得无籽果实。

有些植物传粉受精后,由于各种原因使胚停止发育,但其子房或花托等部分继续发育,也形成无籽果实。这种现象称为假单性结实(或伪单性结实),如无核白葡萄、无核柿子等。

第二节　种子的发育与成熟

高等植物受精后，受精卵发育成胚，胚珠发育成种子，子房形成果实。种子的发育与成熟过程，实质上就是胚从小长大，以及营养物质在种子中的转化和积累过程。在种子成熟过程中，植物营养器官中的营养物质，以可溶性的小分子化合物状态运到种子中，在那里转变为不溶性的高分子化合物（如淀粉、蛋白质和脂肪等）贮藏起来。同时，种子的呼吸作用、种子的含水量和内源激素也发生相应的变化。

一、种子成熟时的生理生化变化

（一）主要有机物的变化

1. 糖类的变化

小麦、水稻和玉米等禾谷类的种子以贮藏淀粉为主，通常称为淀粉种子。在这类种子发育过程中，首先是大量的糖从叶片运入种子，随淀粉磷酸化酶等催化淀粉合成的酶活性提高，可溶性糖向淀粉转化，积累在胚乳中（如图 10－17）。同时，也形成少量的蛋白质、脂肪及各种矿质元素，如磷、钾、钙、镁、硫及微量元素，其中以磷为主。

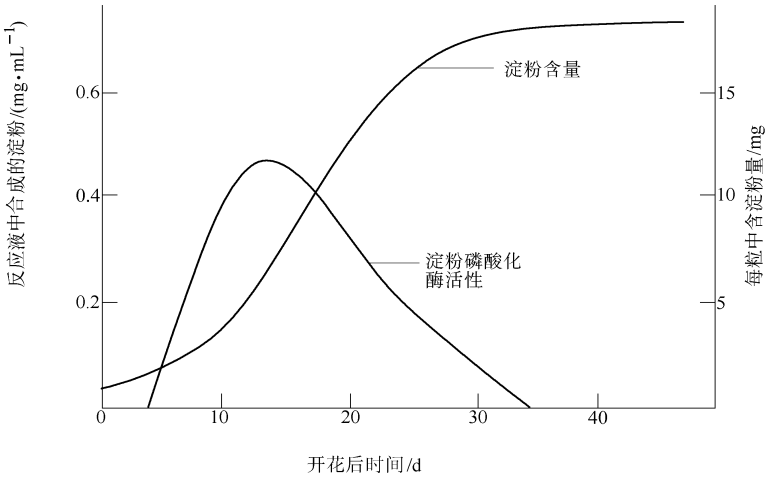


图 10－17　水稻子粒成熟过程中淀粉磷酸化酶活性和淀粉含量变化的关系

2. 脂肪的变化

大豆、花生、油菜和向日葵等种子中脂肪含量很高，称为脂肪种子，即通常所说的油料种子。

这类种子发育初期，同样积累糖类，包括可溶性糖及淀粉，但伴随种子重量增加，糖类向脂肪转化（如图 10－18）。脂肪种子代谢的另一个特点是，在种子成熟初期，先合成饱和脂肪酸，而后再转化为不饱和脂肪酸，以后才逐渐形成甘油酯。因此，未成熟的种子不仅含油量低，而且酸值高，酸值高的油品质差。所以，油料种子要充分成熟才能完成这些转化。

在油料种子中也常含有较多的蛋白质，这是由营养器官运来的氨基酸及酰胺合成的。

3　蛋白质的变化

许多植物的种子都含丰富的蛋白质，大豆等豆科植物的种子主要贮藏蛋白质，可称为蛋白质种子。种子发育过程中，从叶片运来的氨基酸和酰胺运至荚果的荚皮，先合成蛋白质，暂时贮存，以后被分解成为酰胺，运入种子后再合成蛋白质（如图 10－19）。

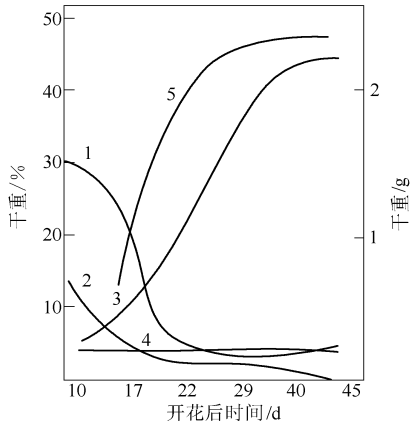


图 10－18　油菜种子成熟过程中物质的变化

1　可溶性糖　2　淀粉　3　千粒重　4　含氮物质　5　粗脂肪

（引自曹宗巽和吴相钰）

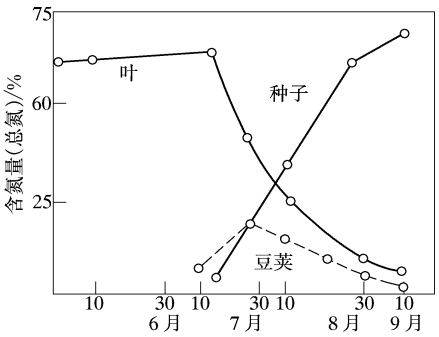


图 10－19　蚕豆中含氮物质由叶运到豆荚，然后又由豆荚运到种子的情况

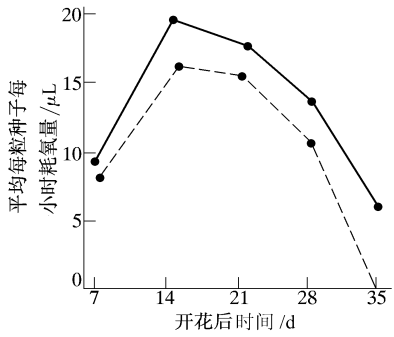


图 10－20　小麦开花到成熟期中种子呼吸速率的变化

小麦品种：○—○江东门　——玉皮

（引自裴保华）

4　非丁的变化

由叶片运入种子的糖常与磷酸结合，当糖转化为淀粉时脱下磷酸，游离的磷酸不利于淀粉合成，在种子中通过与肌醇和钙、镁结合形成肌醇六磷酸钙镁，即非丁来转化游离的磷酸。水稻种子成熟时，80%的无机磷以非丁形式贮于糊粉层，种子萌发时，非丁分解，释放出磷、钙和镁供幼苗生长之用。有人认为非丁是禾谷类等淀粉种子中磷酸的贮备库和供应源，是植物对磷酸含量的一种自动调节。

(二) 其他生理生化变化

1. 呼吸作用的变化

在种子形成的初期,呼吸作用旺盛,因而有足够的能量供应种子的生长和有机物质的转化与运输。随着种子的成熟,呼吸作用逐渐降低,代谢过程也逐渐减弱(如图 10-20)。

2. 内源激素的动态变化

种子成熟过程中,种子中的内源激素也在发生动态变化(如图 10-21)。如小麦在受精前,胚珠中 CTK 含量极低,而在受精末期 CTK 含量增加到最高后即下降;受精后子粒开始生长时,GA 含量迅速增加,在第三周达到高峰,然后下降;在子粒膨大时 IAA 含量增加,当子粒鲜重达最大时,IAA 含量也最高,但子粒成熟时几乎测不到 IAA 活性了;种子发育过程中,ABA 含量也大大增加。内源激素的顺序变化对种子的发育有特殊作用,首先出现的 CTK,可能调节子粒形态建成的细胞分裂过程,其次增加的 GA 和 IAA 参与调节有机物质向子粒的运输与积累,子粒成熟期 ABA 大量增加,可能与子粒的休眠有关。

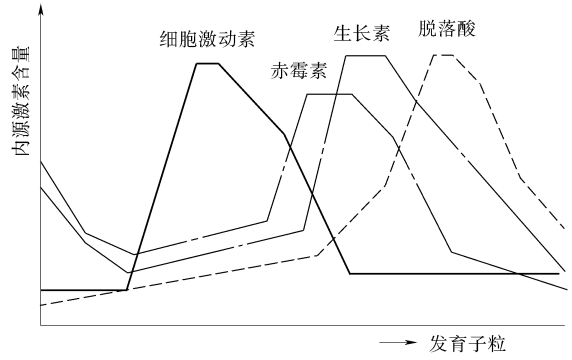


图 10-21　种子成熟过程中内源激素含量的变化

3. 种子含水量的变化

种子生长达最大后,含水量逐渐降低而种子趋于成熟,此时种子的鲜重降低,干重基本稳定,这是种子的成熟脱水,这个过程对于种子完成生活史是必需的。低含水量有利于种子贮藏,抵御恶劣环境,使种子得以较长时间存活,确保种系繁衍。

二、外界条件对种子成熟过程和化学成分的影响

(一) 外界条件对种子成熟过程的影响

种子成熟期间输入的营养物质主要来自当时的光合产物。在成熟期间,天气晴朗,空气较干燥,土壤水分充足等条件,有利于种子中营养物质的积累,也有利于种子成熟后的脱水过程。如果阴雨连绵,空气潮湿,蒸腾作用很弱,将推迟种子成熟。气候干旱,使植物水分亏缺,光合作用

和有机物质的运输都会受到抑制，种子提早干缩，成熟期提前，但子粒瘦小，降低产量。

温度对成熟期和产量也有很大影响。例如水稻成熟期最适温度为25～30℃，35℃以上的高温会使结实率和千粒重下降。高温使子粒积累同化产物的能力过早减弱或停止，因此在高温下，灌浆延续时间缩短，成熟加速，粒重降低。晚稻成熟期间一般温度较低，这时成熟速率变慢，但接受同化产物输入的时间较长，营养物质积累比较充分，产量高，品质好。但温度过低也会推迟成熟，降低结实率和千粒重。

矿质营养也影响种子的成熟过程，氮肥多，尤其是后期，将引起贪青晚熟。

（二）外界条件对种子化学成分的影响

从开花到成熟期间雨量多少，对淀粉种子的化学成分有重要影响。干旱地区种子积累淀粉比湿润地区要少，但蛋白质积累相对较多。所以，我国北方小麦蛋白质含量比南方小麦高。

油料种子的含油率和油脂性质易受成熟期间温度的影响。适当的低温有利于油脂在种子中积累，而降低蛋白质含量（如表10-3）。成熟期间较低的温度和较大的昼夜温差，有利于不饱和脂肪酸的合成。因此，最好的干性油产自纬度较高或海拔较高地区。

表10-3　我国不同地区大豆的品质

不同地区品种	蛋白质占干重的质量分数/%	脂肪占干重的质量分数/%	品种数
北方春大豆	39.9	20.8	东北三省308个品种
黄淮海流域夏大豆	41.7	18.0	山东省及苏北105个品种
长江流域春夏秋大豆	42.5	16.7	鄂、湘、苏北和沪73个品种

矿质营养对种子化学成分也有一定的影响。例如氮素多，可提高蛋白质含量，油料种子则降低含油率。磷、钾有利于糖和油脂的积累。

第三节　果实的生长发育和成熟

果实的生长是果实细胞分裂、增大和同化产物积累转化，从而使果实不断增大和增重的过程。果实生长停止后，发生一系列生理、生化变化，包括色、香、味的形成和硬度变化，达到可食状态，这个过程即果实的发育和成熟。果实成熟有利于种子的传播，使种族得以繁衍，果实的成熟也决定了作为食品的水果和蔬菜的品质和商品价值。因此，对果实成熟的研究和调控，有利于我们对果实和蔬菜进行采收、运输、贮藏保鲜、加工和销售。

一、果实的生长

1. 果实生长的组成要素

果实的生长包括细胞的分裂和细胞的扩大，同时也和细胞的密度和果实内的气室有关，所以细胞数目、细胞体积、细胞密度和气隙便是果实生长的组成要素（如表10-4）。一个果实成熟时

的大小和重量,同时决定于这四个组成要素,其中以前两个要素为主。细胞密度是由细胞在增大过程中有机贮藏物和水分的相对增加量决定的,随着干物质的加速积累在成熟后期果重增加很快;果实内的气隙则与果实成熟时细胞的离散程度有关,气隙的大小也决定果实的品质和用途,如康枣细胞间隙大,加工时糖易渗入,适于做蜜枣。

表 10-4 影响果实细胞大小的因子

项 目	有利于细胞增大的因子	不利于细胞增大的因子
1 每个果实中的细胞数目	较少	较多
2 花量和着果数	少	大量
3 土壤湿度	适宜	不适宜
4 结实短枝	茁壮	细弱
5 结果花的位置	中心花	边花
6 氮素	过量	过少
7 叶果比	大	小
8 疏果	晚疏果	早疏果(增加细胞数)
9 疏果	过度疏果	适度疏果或不疏除花、果
10 叶片	健全	失绿

果实细胞数量的多少决定于细胞分裂的时间和速率。细胞分裂始于花原基形成后,开花暂时停止,花后视植物种类而异。有些果实授粉后不再分裂,只有细胞增大,如黑醋栗的食用部分;有的植物可持续分裂至果实成熟,如草莓、油梨。大多数果实介于两者之间,即花前有细胞分裂,开花时中止,经授粉受精后继续分裂。大果型和晚熟型的品种,一般花后细胞分裂持续的时间长,细胞数也多。因此,花前改变细胞数目的机会多于花后。

大多数植物果实体积的增长主要来自细胞的膨大。细胞的膨大要求有较高的膨压和果实内有较高的有效 GA 水平。随着水和糖类源源进入细胞,液泡不断增大,细胞体积也不断增大。所以,细胞大小是决定果实大小的主要因子,以葡萄为例,按细胞数目的增长计算,仅使果实体积增加 2 倍,而按细胞体积计算,增加大约 300 倍。只是细胞过大的果实多不耐贮藏。

细胞大小和细胞数量不同组合的结果,就产生各种不同大小的果实,并具有互异的品质和贮藏性。从栽培角度考虑,首先要促进果实细胞的分裂,果实细胞分裂从花原基形成后就已开始,直到开花时暂时停止,因此,这段时间的发育状况和营养状况也必然影响果实的最后大小。实践中,花大果实也大。着生在不同粗度短枝上的果实,其生长速率不相同。这表明影响果实大小的可能原因是花期细胞数目不同。粗的结果枝上的和较大的花发育而成的幼果细胞数目较多。

可见,由花原始体形成后直到开花坐果前的条件和开花坐果后的条件,对果实的发育同等重要。因此,重视上一生长季的树体管理,使果枝粗壮,花芽饱满,以及加强树体早春的营养调节,可以增加花期前后细胞分裂数目;在后期进行营养调节,对果实细胞的增大以及细胞后含物有明显的影响。

疏花疏果是增大果实的有效措施,使用 6-BA(6-苄基腺嘌呤)可促进细胞分裂,而使用 GA

则可延长细胞增大时期和延迟成熟期，使果实增大。

2　果实的生长型和发育时期

果实的生长与植株的生长大周期一样，表现出“慢—快—慢”的特点，呈典型的 S 形曲线（如图 10-22）。但是，不同植物果实的生长特点不同，如梨、苹果、香蕉、菠萝、草莓、番茄和无籽葡萄等植物的果实的生长曲线呈单 S 形；而桃、李、杏、梅、樱桃、柿、山楂和无花果等果实有两个迅速生长的时期，其生长曲线呈双 S 形。

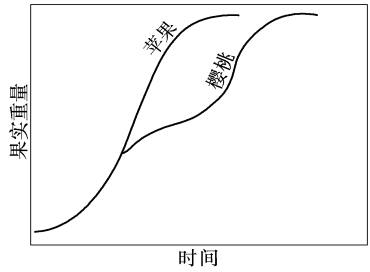


图 10-22　苹果生长的 S 形曲线和樱桃生长的双 S 形曲线

生长曲线呈双 S 形果实的生长特点，表现出“慢—快—慢—快—慢”的规律性，即在生长中期又出现一个缓慢生长期。第一个速生期是由子房、珠心和珠被的迅速生长引起的；第二个缓慢生长期胚和胚乳生长迅速，内果皮木质化，果核变硬，但子房的体积增加不多，生长缓慢；第二个速生期胚和胚乳生长停止，但子房生长开始加快，并持续到果实成熟，所以出现两个速生期。

二、果实成熟时的变化

果实成熟过程中内部经过一系列生理、生化变化。

1　呼吸跃变

随着果实的成熟进程，某些果实的呼吸速率最初较低，至成熟末期突然升高而后下降，这种现象称为果实的呼吸跃变（如图 10-23）。呼吸跃变的出现标志着果实达到成熟可食的程度，也意味着果实即将进入衰老。梨、桃、香蕉和番茄等果实在成熟过程中出现明显的呼吸高峰，呼吸速率可增加若干倍，这类果实称为跃变型果实；而草莓、柑橘和葡萄等果实在成熟期间没有明显的呼吸跃变，为非跃变型果实（如表 10-5）。据研究这两种果实成熟期间在呼吸上差异的原因可能与乙烯含量、酶类活性和贮藏物质有关。

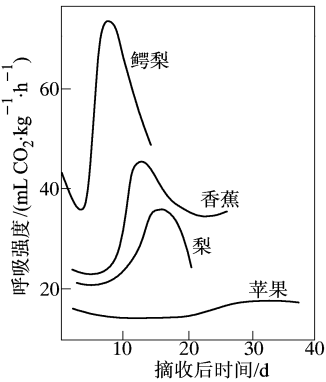


图 10-23　几种果实的呼吸跃变期

跃变型果实在成熟期产生大量乙烯，其乙烯产生高峰出现在呼吸跃变之前或同时；非跃变型果实在成熟期间乙烯含量变化不大。果实内乙烯含量稳定，导致果皮细胞透性增大，果实内部氧化过程加剧，呼吸加强，成熟加速。

跃变型果实在成熟过程中，呼吸酶类和水解酶类的活性急剧增高；非跃变型果实的呼吸酶和水解酶类活性变化不大或逐渐降低。跃变型果实贮藏有淀粉、脂肪等复杂有机物质，通过呼吸作用加以转化；非跃变型果实不含大分子不溶性化合物，在成熟过程中利用可溶性物质。

表 10-5　常见的跃变型果实与非跃变型果实

跃变型果实	非跃变型果实
苹果、鳄梨、香蕉、桃、李、杏、猕猴桃、梨、柿、无花果、西瓜、甜瓜、芒果、密瓜和番茄等	樱桃、葡萄、柠檬、柑橘、荔枝、菠萝、草莓、橙子、可可、橄榄、腰果和黄瓜等

呼吸跃变的产生，可能是因为果实发育过程中，积累了大量物质，糖酵解速率加快，产生较多呼吸底物，同时与呼吸作用有关的酶活性提高，从而使呼吸作用增强。但最主要的原因是内源乙烯含量增加（如图 10-24）。有些果实在呼吸速率上升前出现乙烯高峰，有些果实的乙烯产生与呼吸速率同步上升。

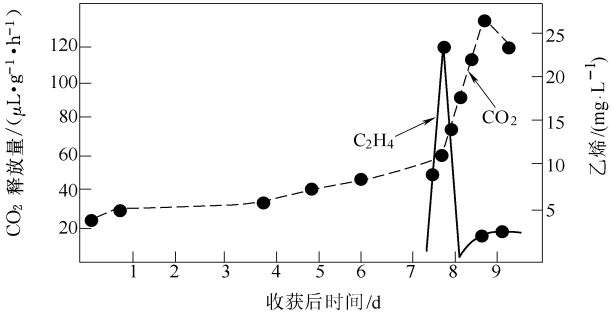


图 10-24　乙烯产生与呼吸跃变

许多证据说明乙烯是促进果实成熟的激素：在果实中乙烯含量的增加和呼吸速率上升的时间进程一致，用外源乙烯处理可诱导和加速果实成熟，用减压抽气等方法除去果实中的乙烯则推迟成熟；乙烯生物合成的抑制剂和乙烯作用的颉颃剂都可抑制成熟，乙烯对非跃变型果实也有促进成熟和衰老的作用。跃变型果实有大量的乙烯产生，非跃变型果实的内源乙烯水平一直维持在很低的水平（如表 10-6）。

表 10-6　某些果实内源乙烯水平

跃变型果实			非跃变型果实	
果　实	跃变前乙烯水平／(μg·g⁻¹)	跃变后乙烯水平／(μg·g⁻¹)	果　实	乙烯水平／(μg·g⁻¹)
鳄梨	0.1	300～700	甜橙	0.04～0.12
香蕉	0.1	40	柠檬	0.11～0.17
苹果	0.02	100	葡萄	0.01～0.1
桃	0.02	42		

（引自陆定志等）

2　果实品质形成即各种物质的转化

果实在生长膨大过程中发生一系列生理、生化变化（如图 10-25）。

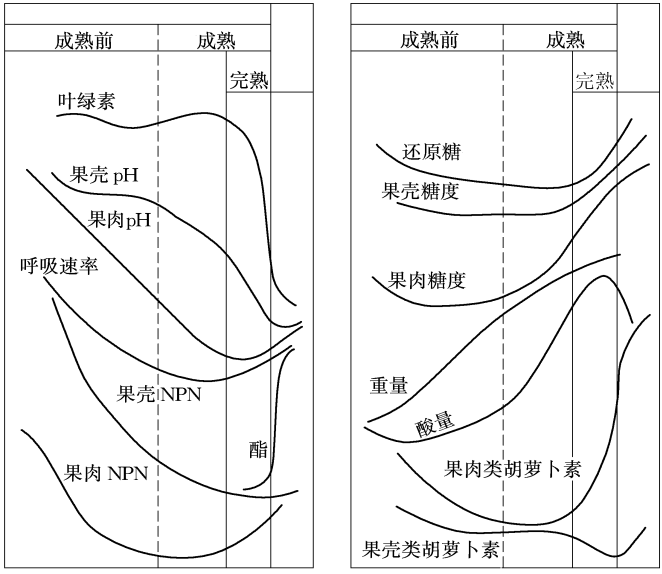


图 10-25　菠萝果实发育期间生理、生化变化

(引自陆定志等)

① 甜味增加　未成熟果实贮存许多淀粉,所以早期果实无甜味,到成熟末期,呼吸跃变出现后,使不溶性的淀粉转化为可溶性的葡萄糖、果糖、蔗糖等并积累在细胞液泡中,使果实变甜。例如,香蕉果实成熟过程中,淀粉由占鲜重的 20%～25% 降低到 1%,而可溶性糖则升至 15%～20%,这一变化很快,约为 10 天;苹果在成熟期间淀粉水解得慢些。

② 酸味减少　未成熟果实的果肉细胞的液泡中积累着大量有机酸,如苹果、桃中有苹果酸,葡萄中有酒石酸,柑橘中有柠檬酸,所以有酸味。随着果实的成熟,一些有机酸转变为糖,有些则由呼吸作用氧化为 CO_2 和 H_2O,还有些被 K^+,Ca^{2+} 等离子中和,因此酸味明显减少。

③ 涩味消失　未成熟的柿子、李子等果实的液泡中含有单宁,所以有涩味。果实成熟过程中,单宁被过氧化物酶氧化成过氧化物或凝结成不溶性物质,从而使涩味消失。

④ 香味产生　果实成熟时能产生一些具香味的物质,主要是酯类,如乙酸乙酯、乙酸戊酯、甲酸甲酯,还有醛类,如柠檬醛。

3　内源激素的变化

在果实成熟过程中,IAA,GA,CTK,ABA 和 ETH 五类植物激素,都是有规律地参加到代谢反应中。有人测定了苹果、柑橘等果实成熟过程中激素的动态变化(如图 10-26),他们认为在开花与幼果生长时期,IAA,GA,CTK 的含量增高,在果实生长前期

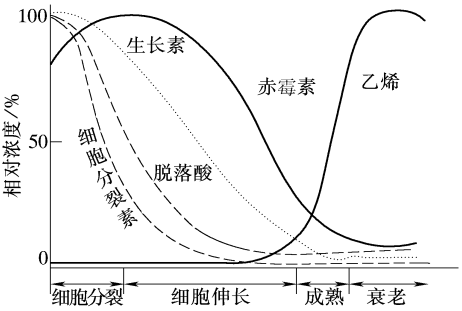


图 10-26　苹果生活周期各阶段激素变化的情况

(引自潘瑞炽)

起促进果实膨大生长的作用，特别是 IAA 起关键作用。在田间常能看到一边膨大的畸形果实，发现在不膨大的一侧种子发育不好，幼嫩种子富含 IAA，能促进果实的发育。在苹果果实成熟时，ETH 含量达到最高峰，而柑橘、葡萄成熟时，则 ABA 含量最高。

第四节　植物的衰老和器官脱落

一、植物的衰老和控制

植物的衰老通常是指植物的器官或整体生理机能的衰退，是导致自然死亡的一系列恶化过程，它是植物生长发育的正常过程之一。

(一) 植物衰老的类型及意义

植物因生长习性不同而衰老的方式不同，一般将植物叶片的衰老分成四种类型 (如图 10-27) 。

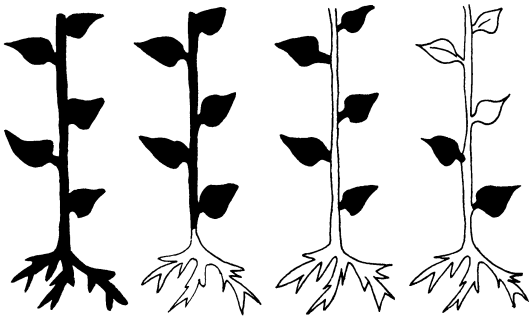


图 10-27　植物叶片衰老的类型
(引自陆定志等)

1　整体衰老

许多一年生、二年生植物，包括主要的农作物，如小麦、玉米、水稻和大豆等植物，开花结实后整株植物衰老死亡。

2　地上部分衰老

多年生草本植物地上部分每年衰老死亡，但地下部维持生命，待第二年重新长出茎、叶，开始新的一年的生长。

3　同步衰老

落叶树木的叶片发生季节性衰老脱落。

4　渐次衰老

一些常绿树木，叶片不是在同一时期衰老脱落，而是分批轮换地衰老脱落。

除叶片的衰老外，其他器官也会走向衰老，如植物的根系，实际上是边生长边衰老，尤其是根毛，只有很短的寿命。多年生植物根系可生存多年，但也在不断衰老更新，当整个根系走向衰老时，整株植物势必会衰老至死亡。花的寿命长短随植物而有很大的差异，牵牛花在清晨开放，到午后就开始衰老，至第二天就脱落了，花的各部分衰老从花冠开始，而后是雄蕊，最后是雌蕊；果实的成熟就意味着衰老的开始；一些特殊细胞（表皮细胞、管胞和导管分子）的衰老至死亡是属于细胞程序性死亡。由于植物具无限生长的特性，器官的衰老过程实际上发生在植物生活周期的各个时期。

（二）器官衰老过程中的变化

1　细胞结构变化

在衰老过程中，细胞的结构逐渐解体，首先是叶绿体解体，光合能力下降；而后核糖体和糙面内质网急剧减少，失去蛋白质合成能力；随着组织的衰老，内质网功能减退；到衰老后期，线粒体嵴扭曲至消失；最后，液泡膜溶解，pH 降低，酸性水解酶活跃，消化所有细胞器。最后，膜完全破坏，细胞自溶解体。

2　生理、生化变化

植物衰老时，在生理、生化上有许多变化，主要表现在（如图 10-28，图 10-29）：生长速率下降；叶绿素降解，光合速率降低；呼吸速率较平稳，但在后期出现呼吸跃变期，以后迅速下降；核酸总含量下降；蛋白质分解大于合成；大部分有机物质和矿质元素向外撤退，转运到幼嫩的叶片被再度利用。另外，促进植物生长的植物激素如 CTK，IAA 和 GA 等含量减少，而诱导成熟和衰老的 ABA 和 ETH 含量增加。

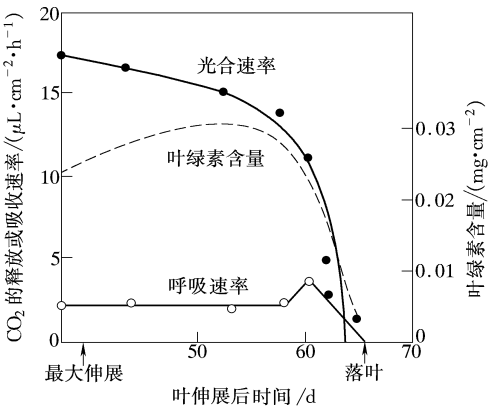


图 10-28　苏叶片的叶绿素含量、光合速率与呼吸速率随叶伸展后时间的变化

（引自 Woolhouse，1967）

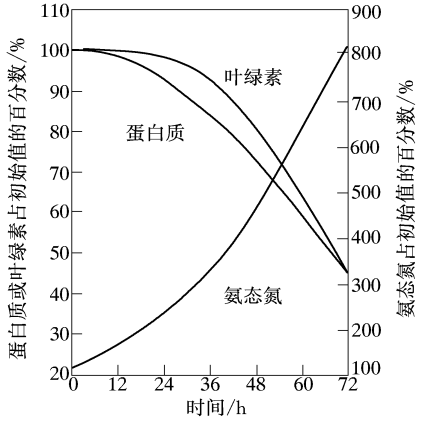


图 10-29　离体叶片在衰老过程中叶绿素、蛋白质和氨态氮的变化

（引自曾广文等）

(三) 植物衰老的原因

1. 营养竞争

一生中只开一次花的一些植物(如竹)在开花结实后,通常导致营养体衰老、死亡。由于生殖器官是竞争力很强的库,使植物体内同化产物再分配,大量养分从营养器官运入生殖器官被再利用,致使营养器官衰老。若摘除花、果,可适当延迟叶片和整株植物的衰老。

2. 衰老的激素调节

有人认为植物体内或器官内各种激素的相对水平不平衡是引起衰老的原因。试验证明,某些植物激素如 CTK,IAA,GA 和 BR(油菜素内酯)等具有抗衰老的作用,而 ETH,ABA 和茉莉酸类物质等有促进衰老的作用,它们之间通过相互作用来协调调控衰老的过程。如 IAA 在低浓度下可延缓衰老,但当升高到一定浓度时则又可诱导 ETH 的合成,从而促进衰老;ABA 对衰老的促进作用可为 CTK 所颉颃。

3. 环境因子对衰老的影响

(1) 光　光是调控植物衰老的重要因子,植株或离体器官在光下不易衰老,在暗中则加速衰老。其可能的原因是光调节叶片上的气孔开度而影响植物的气体交换、光合作用、呼吸作用、水分和矿质的吸收和运输等主要生理过程。日照长度影响植物激素 GA 和 ABA 的合成,因而影响器官的衰老。光质对衰老也有不同的影响,红光可阻止叶绿素和蛋白质的降解,而远红光可消除红光的作用,可见这也是受光敏色素调控的。蓝光显著地减少叶绿素和蛋白质的降解,延缓衰老。

(2) 温度、水分、矿质营养和气体

① 温度　高温和低温都加速叶片的衰老。高温下根系合成 CTK 减少,促进衰老。

② 水分　水分胁迫刺激 ETH 和 ABA 形成,加速叶绿体结构解体,光合作用下降,呼吸速率上升,加速物质分解,促进衰老。

③ 矿质　缺 N 叶片容易衰老;Ag^+ (10^{-10}～10^{-9} mol/L) 和 Ni^{2+} (10^{-4} mol/L) 能延缓水稻叶片的衰老,因为 Ag^+ 是植物体内 ETH 的清除剂,Ni^{2+} 则能抑制植物体内合成 ETH 和 ABA。

④ 气体　气体主要指 O_2 和 CO_2。O_2 浓度过高时,就会引起衰老;CO_2 对衰老有一定的抑制作用,特别是在果蔬贮藏中得到应用。

(四) 衰老的人工控制

延长光照、合理的肥水控制、源库比例的调节、苗期促进根系的生长等措施都可有效地控制衰老。根据 ETH/CTK 平衡对衰老的影响,目前在基因工程方面,已将控制 ETH 的关键酶 ACC 反义基因导入番茄,使 ETH 合成减少而延缓叶片和果实的衰老,同时,也通过控制 CTK 合成的关键酶——异戊烯基转移酶的基因表达,使 CTK 适量增加,延缓叶片衰老。这些在果实与切花保鲜防衰及农业生产方面有较大的应用价值。

1. 果实的保鲜防衰

为了保持鲜果的品质,常在贮藏中采用各种保鲜技术:适当的低温贮藏,使果实的呼吸和其他代谢降低到最低限度,并有效地控制了病原微生物的滋生和传播;气调法,将空气中的 O_2 体积分数降低到 2%～3%,而将 CO_2 体积分数增加到 5%左右,抑制果实的呼吸;薄膜包装,将天然可食提取物直接喷涂在果实上,或用薄膜袋分装,可降低 O_2 体积分数而增加 CO_2 体积分数,

抑制乙烯生成，保持一定湿度；其他还有化学控制、辐射处理等措施，例如 B_9 处理果树，可抑制果实成熟，延长贮藏时间，防止衰老。

2　切花保鲜

许多切花的衰老是由乙烯引发的，但各种花或同一种花的不同发育时期对乙烯的敏感性不同。在花的发育过程中，乙烯水平呈现先降至最低，出现跃变高峰后再下降的动态变化，乙烯形成的高峰期对花的寿命影响最大。其他如水分、温度、CO_2 等也是影响切花衰老的因素。目前普遍采用切花保鲜剂来防止衰老，保鲜剂中主要含有：适量蔗糖和无机盐以提供营养，乙烯合成抑制剂 AVG（氨氧乙基乙烯基甘氨酸）、AOA（氨氧乙酸）等，乙烯作用的颉颃剂 STS（硫代硫酸银）、2,5－NBD 等以控制乙烯的作用，8－羟基喹啉（8－HQS）等杀菌剂，自由基清除剂与抗氧化剂如苯甲酸和抗坏血酸等，植物生长调节剂如 6－BA 等以延缓衰老。

3　摘除花芽，可延缓衰老

烟草生产中可利用摘除花芽，延长营养生长，以提高产量。茄果类蔬菜如番茄植株的最初二三簇花着果以后，则营养生长减弱，已经开放或正在开放的花不能迅速发育，如果把果实摘除，则茎、叶可恢复生长。因此，对于茄果类、瓜类蔬菜，当植株太小，叶面积不足时，摘除下部第一朵花，利于植物营养生长，开花节位上升，有利于花、果膨大，也可防止衰老。

二、器官的脱落和调节

植物器官叶片、花、果实、种子或枝条等自然离开母体的过程，称为脱落。根据引起脱落的原因，可将脱落大致分为三类：

1　正常脱落

正常脱落是由于衰老或成熟引起的脱落，如叶片和花的衰老脱落、果实和种子成熟后的脱落。

2　胁迫脱落

胁迫脱落是由于环境条件胁迫（如水涝、干旱、高温、病虫害和大气污染等）引起的脱落。

3　生理脱落

生理脱落是植物本身生理活动引起的脱落，如果树、棉花、大豆等的营养生长和生殖生长竞争、源与库不协调等引起的脱落。胁迫脱落和生理脱落属于异常脱落。

脱落的生物学意义在于植物物种的保存，在不适于生长的条件下，部分器官的脱落可减少水分消耗，减少营养竞争，去除病、虫害侵染源，有利于存留器官的发育成熟，以延续种的生命，传播种子以繁殖后代。异常脱落是农业生产上的严重问题，如棉花的蕾、铃脱落率可达 70%左右，大豆的花、荚脱落率也高达 70%～80%，茄果类蔬菜果实的花、果实的脱落都是生产上需要调控的问题。

（一）脱落的机制

1　离层

在叶柄、花柄、果柄的基部有一特化的区域称离区，这是器官发育过程中细胞经横向分裂形成的几层细胞，排列整齐，具分生能力，较周围的细胞小，器官脱落时的分离就发生在这一区域，分离

处称离层(如图 10-30)。这些细胞可感受某些信号而发生变化,如纤维素酶、果胶酶活性上升,使离区细胞壁水解,在重力或风、雨等其他外力作用下,器官脱落。残茬处细胞壁木栓化,形成保护层。

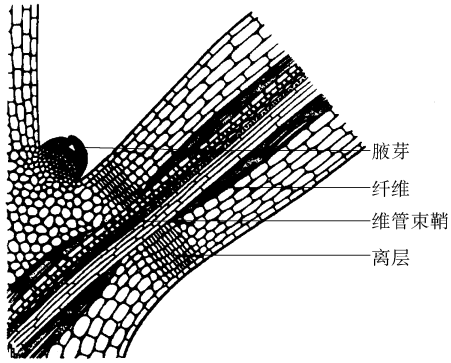


图 10-30　离层
(引自 Salisbury 和 Ross,1992)

2　植物器官脱落的激素调控

植物器官的脱落是受植物体内的各种激素调节控制的。

(1) 生长素类　IAA 和器官的脱落有关,切去植物的叶片,残留的叶柄基部很快形成离层,然后叶柄脱落。但如在去叶片后的伤口处涂以含 IAA 的羊毛脂,则会延迟叶柄的脱落。生长的叶片合成 IAA,经叶柄向外运输,而衰老叶片的脱落即由于叶片中 IAA 的含量下降。将 IAA 施加到离层区靠茎的一面(近轴端)时,可促进脱落;施加到离层区靠叶的一面(远轴端)时,则抑制脱落。因此,有人提出脱落受离层两侧的 IAA 浓度梯度所控制,即当 IAA 的浓度远轴端/近轴端比值高时,器官不发生脱落,相反,远轴端/近轴端比值低时,加速离层形成而发生脱落(如图 10-31)。

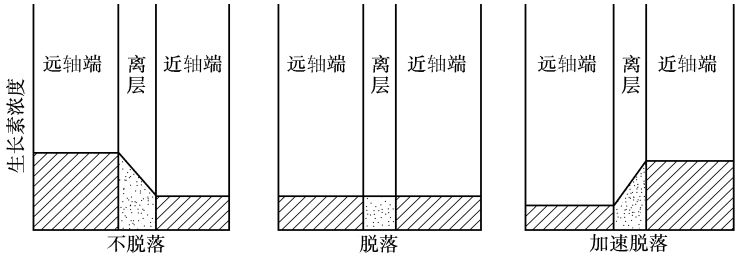


图 10-31　叶子脱落与叶柄离层远轴端生长素和近轴端生长素的相对含量的关系

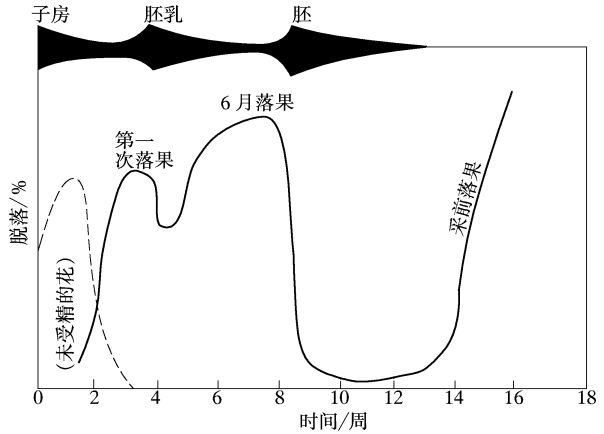


图 10-32　苹果的生长素产生来源与落果的关系
(引自王沙生等)

苹果果实发育过程中有三个大量产生IAA的时间：① 受精时，由子房产生；② 在果实生长1个月左右，由胚乳产生；③ 在果实生长2个多月左右，由种子中的胚产生（如图10-32）。大量落果往往发生在IAA产生减少的时期。第一次落果发生在胚乳发育以前，6月落果发生在胚乳发育以后，胚的发育以前，采前落果是由于胚完全成熟，IAA含量减少。在营养缺乏或环境条件反常而阻碍胚和胚乳的发育时，由于IAA含量下降，往往引起严重的落果。

(2) 乙烯　ETH可以诱导离层区果胶酶和纤维素酶的形成而促进脱落。ETH对脱落的影响还受离层IAA水平的控制，即只有当其IAA含量降低到一定的临界值时，才会促进ETH合成和器官脱落；而在高浓度IAA作用下，虽然ETH增加，却反而抑制脱落（如图10-33）。

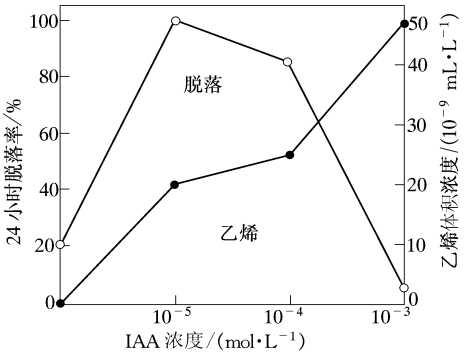


图10-33　IAA促进与延迟洋紫苏外植体脱落和乙烯生成的关系

（引自 Addicott,1982）

(3) ABA　ABA含量与脱落有关，在生长的叶、花、果实中ABA含量极低，而在衰老器官中却含有大量的ABA。秋天短日照促进了ABA的形成，所以导致季节性落叶。ABA曾被认为是控制器官脱落的主要因子，但后来的证据说明ABA能促进衰老，仅能诱导少数植物器官脱落，所以引起脱落的激素主要是IAA和ETH的平衡，而不是ABA。

(4) GA和CTK　GA和CTK不是直接减少脱落，可能因为延缓衰老而减少脱落。GA已被广泛应用于棉花、番茄和苹果等植物上。在玫瑰和香石竹中，CTK也能延缓植株衰老脱落。

(二) 脱落的环境信号

1. 光照

光强度、日照长度和光质都影响器官的脱落。光照充足时可抑制或延缓器官的脱落，而在弱的光照下，器官容易脱落。在大田生产中，如作物密度过大，光照不足，则常使中下部叶片过早脱落。一般情况下，长日照延缓脱落，而短日照是脱落的信号。红光延缓脱落，远红光促进脱落。

2. 湿度

水分胁迫会导致器官脱落，树木在干旱时落叶，可减少水分的消耗，这是植物的保护性反应。这是因为缺水干旱时IAA和CTK活性降低，而ABA和ETH含量大大增加。淹水使土壤中缺氧，ETH大量合成，也导致器官脱落。

3. 温度

高温促进脱落，如四季豆叶片在25 ℃下脱落最快，棉花在30 ℃下脱落最快。在田间条件下，高温常导致干旱而加速脱落。低温也导致脱落，如霜冻引起棉花落叶。低温是秋天树木落叶的信号之一。

4. 氧气

高氧促进脱落，氧气体积浓度在10%～30%范围内时，增加氧浓度会增加脱落率。氧气浓

度和脱落的关系与 ETH 有关,高氧促进 ETH 合成,从而诱发脱落。

5 矿质营养

矿质缺乏时,代谢失调,器官易于脱落。糖等有机营养供应不足也会增加花和果实的脱落率。

此外,大气污染、盐害、紫外线辐射和病、虫害等对脱落也都有影响。

(三) 脱落的调控

1 防止脱落

在园艺作物特别是蔬菜生产中,用 2,4-D 可防止茄果类植物如茄子、番茄等的落花、落果,采用乙烯合成抑制剂如氨氧乙基乙烯基甘氨酸 (AVG) 能有效防止果实脱落,用乙烯作用抑制剂硫代硫酸银 (STS) 能控制花和叶片的衰老脱落。在果树生产中发现,果实膨大期间常出现大量落果,如苹果的开花果枝中只有 1/3～1/6 能结果,柑橘的结实率仅 2%～10%,用 NAA 防止采前落果是一项重要的措施,但其缺点是易使果实呼吸跃变提前,不耐贮藏。

低浓度 2,4-D 和 NAA 可减少棉花的早期幼铃脱落,外源 GA 能增加棉花结铃。其他许多生长延缓剂如 CCC,B_9 和 PP_{333} 等,对防止落铃也有明显效果。

2 促进脱落

在果树生产中,常因坐果太多而使果实变小或畸形,严重影响产品质量,结果的大小年现象也不利于果树的生产经营,可用 NAA (萘乙酸) 或 NAD (萘乙酰胺) 对梨、苹果等果树进行疏花疏果。在生产上还常用乙烯利、2,3-二氯异丁酸、氯酸镁和硫氰化铵等作为脱叶剂,使叶片全部脱落,便于机械采收棉花、豆科植物等。为了机械收获葡萄或柑橘等果实,需先用氟代乙酸、亚胺环己酮使果实脱离母体枝条。也可在采前用乙烯利喷洒枣树,使成熟果实脱落,提高采收效率。

小 结

被子植物性细胞的形成与有性生殖都是在花中进行的。花中的雄蕊和雌蕊是直接与生殖有关的部分:精细胞 (雄配子) 和卵细胞 (雌配子) 分别在雄、雌蕊中产生,并经过开花、传粉和受精作用完成有性生殖过程。

被子植物中,卵细胞和中央细胞位于胚囊内,胚囊包被于子房内。因此经传粉落在柱头上的花粉粒必须经过萌发,形成花粉管,并通过花粉管在柱头、花柱中生长将精细胞送入胚囊内,才能使两性细胞相遇,完成双受精过程。双受精是被子植物所特有的,在植物界有性生殖中是最进化、最高级的形式。

受精作用完成后,花的各部分发生显著变化。多数植物的花被枯萎脱落,雄蕊和雌蕊的柱头、花柱也枯萎凋谢,仅子房连同其中的胚珠生长膨大,发育成果实。只有被子植物才有果实这一结构,种子被包于果实内,受到果皮的保护,利于植物繁衍。

受精后,种子和果实开始发育。种子发育过程中,大量营养物质输入,并发生代谢转化。许多果实发育过程中出现呼吸跃变,植物激素乙烯是诱导呼吸速率骤然上升的主要原因,呼吸跃变

的出现标志着果实进入成熟,并即将衰老;脱落酸在非呼吸跃变型果实成熟中起主要作用。生长物质的应用,可有效地控制果实的成熟,具有重要的理论意义和经济价值。

植物整体或部分器官的衰老是自身控制发育进程中的一个阶段。营养竞争、激素平衡的变化、环境因子的变化都会导致衰老,乙烯和细胞分裂素间的平衡可能是控制衰老的主要因素。

器官脱落是植物适应环境、保存和繁衍后代的方式。离层细胞接受信号刺激,其中的水解酶活跃,使细胞壁分解而脱落。生长素和乙烯的相互关系是控制器官脱落的关键。器官脱落的控制是农业生产上的重要问题。

重要概念

自花传粉　异花传粉　受精与双受精　单性结实　核型胚乳　细胞型胚乳　真果与假果　呼吸跃变　衰老与脱落　离层与离区

复习思考题

1. 说明花粉与胚囊的结构特点及其与功能的关系。
2. 说明农业生产上是如何对传粉规律进行利用的。
3. 说明被子植物受精作用的过程及双受精的生物学意义。
4. 分别解剖玉米和黄豆的种子,说明其结构特点及其与功能的关系。
5. 种子中主要的贮藏物质有哪些?
6. 谈谈果实的生长模式以及影响果实大小的主要因素。
7. 肉质果实成熟期间在生理、生化上有哪些变化?
8. 如何调控果实的衰老和成熟?

主要参考文献

1. 武维华. 植物生理学. 北京:科学出版社,2003
2. 郑湘如等. 植物学. 北京:中国农业大学出版社,2001
3. 胡宝忠等. 植物学. 北京:中国农业大学出版社,2002
4. 北京市农业学校. 植物及植物生理学. 北京:中国农业出版社,1993
5. 陈忠辉. 植物及植物生理学. 北京:中国农业出版社,2001
6. 王忠. 植物生理学. 北京:中国农业大学出版社,1999

7. 潘瑞炽. 植物生理学. 第4版. 北京:高等教育出版社,1993
8. 王沙生等. 植物生理学. 第2版. 北京:中国林业出版社,1990
9. 辽宁省熊岳农业专科学校. 植物及植物生理学. 北京:农业出版社,1984
10. 张宝生. 植物生产与环境. 北京:高等教育出版社,2001
11. 河南省农业学校. 农业植物与栽培生理. 北京:中国农业出版社,1998
12. 陕西省农业学校. 果蔬贮运学. 北京:农业出版社,1989
13. 张意静. 食品分析. 北京:中国轻工业出版社,1999
14. 李东凤. 食品分析. 北京:中国商业出版社,1996

第十一章　植物的环境生理与抗逆栽培

教学目标要求

理论目标：

1　掌握逆境胁迫与抗逆性的基本概念。

2　弄清逆境对植物的危害和植物抗逆性的生理基础。

技能目标：

1　掌握增强植物抗性的途径。

2　掌握几种在逆境条件下植物受害及抗性的测定方法。

第一节　逆境与植物对逆境的适应性

一、逆境的概念和种类

植物生活在一个多变的自然环境中，经常会遇到各种不良的环境条件，如干旱、洪涝、盐渍、低温、高温以及病、虫侵染等，随着现代工、农业的发展，又出现了各种环境污染，这些不良环境都会对植物的生长和发育造成不同程度的伤害。

对植物生存与发育不利的各种环境因素，总称为胁迫。如果胁迫超过了植物能够正常生活的范围，就是逆境。根据对植物产生胁迫的原因，将逆境分为生物因素逆境和理化因素逆境等类型（如图 11-1）。

二、植物对逆境的反应

（一）胁迫与胁变

不同植物在相同的逆境下，受害程度不同，同一植物在不同的生长发育时期对逆境的敏感性也不同。植物体受到胁迫后所产生的相应变化，称为胁变。胁变的程度取决于胁迫的强弱及植

物对逆境的适应性和抵抗能力。当环境条件重新变为最适时,植物体的机能恢复到最适水平的胁变称为弹性胁变;解除胁迫后,植物体的机能不能恢复到正常水平的胁变,则称为塑性胁变。

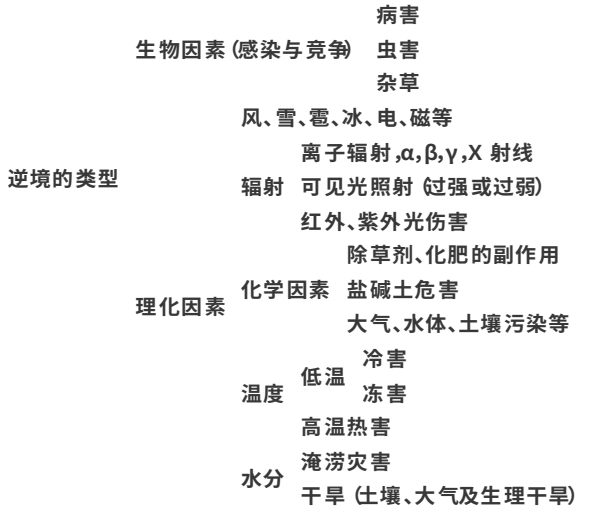


图 11-1　逆境的类型

(引自王忠)

(二) 逆境对植物的伤害作用

胁迫因子能以不同方式对植物产生伤害作用(如图 11-2)。胁迫因子首先作用于细胞质膜,引起质膜透性失调,这种伤害称为原初直接伤害。质膜受伤,进一步导致植物细胞内部代谢失调,影响植物的正常生长与发育,此种伤害称为原初间接伤害。次生胁迫是胁迫因子的间接作用,次生胁迫所导致的伤害作用,称为次生伤害作用。

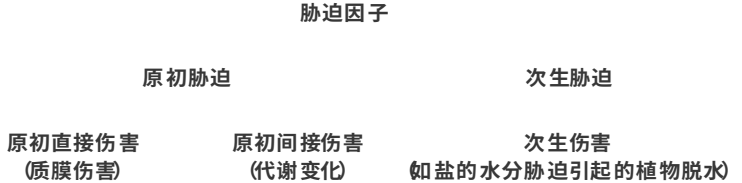


图 11-2　胁迫因子对植物的伤害作用

(引自肖甫)

(三) 植物的适应性

植物对逆境的抵抗和忍耐能力称为植物抗逆性,简称抗性。在同等程度的逆境下,抗性强的植物,产生的胁变小;反之,抗性弱的植物,产生的胁变大。

植物适应逆境的方式主要表现在两个方面:避逆性和耐逆性。所谓避逆性,是指植物能创造一种内部环境,即使在极为不良的环境条件下,植物内部也不会受到这种逆境的影响。所谓耐逆

性,是指植物内部和外部环境都处于不利状态时,植物仍能继续存活。避逆性多源于植物形态学或解剖学的特点,耐逆性则往往与原生质的特性和特殊的生理机制有关。在同一植物中,有的可以同时表现这两种抗逆性。

一般情况下,代谢活动强时(如营养生长期),抗性中等;开花期代谢旺盛,抗逆性最弱;健壮植株抗逆性强,瘦弱植株抗逆性弱。

三、逆境对植物代谢的影响

1　植物细胞水分亏缺

干旱、低温、盐渍、高温等均可通过不同方式对植物造成直接或间接的水分胁迫。

2　膜系统遭到破坏

低温、高温、干旱、水涝、多盐和 SO_2 伤害等逆境都会导致原生质膜、液胞膜和细胞器膜遭到破坏,使大量电解质外渗。

3　光合作用减弱,同化产物形成减少

这是组织缺水引起气孔关闭,叶绿体受伤,有关光合过程的酶失活等原因所致。

4　呼吸速率改变

在逆境下,呼吸速率的变化因逆境种类而异。冰冻、高温、盐渍和淹水逆境时,呼吸速率逐渐下降;零上低温和干旱逆境时,呼吸速率先升后降;感染病菌时,呼吸速率显著升高,直至植物接近死亡时,呼吸速率才下降。

5　水解酶活性变化

逆境可导致水解酶活性增强,合成作用减弱。糖类和蛋白质转变为可溶性有机化合物。

第二节　低温伤害与植物的抗寒性

低温对植物的危害可分为冷害和冻害。冷害,即冰点以上低温对植物造成的伤害。冻害,即冰点以下的低温使植物体内结冰,对植物造成的伤害。植物对低温的适应与抵抗能力称为抗寒性。

一、低温对植物的影响

(一) 冷害对植物的伤害

在零摄氏度以上低温时,能引起喜温植物的生理障碍,使植物受伤甚至死亡,即发生了冷害。原产热带或亚热带的植物,如华南生长的三叶橡胶、荔枝及温带喜温植物柑橘等,在生长过程中遇到零摄氏度以上低温,则发生冷害。热带或亚热带植物的果实,如香蕉、荔枝等在过低温度中贮藏也会引起冷害,发生褐变。在植物生殖生长期,异常低温会影响花器的发育、撒粉、花粉发芽及花粉管的伸长,终致授粉受精不良,生理落果严重,产量明显下降。若在秋季果实成熟期遭受

冷害,则会造成果实着色不良,品质低劣,果实不能正常成熟。冷害对植物的伤害主要体现在以下几个方面。

1　膜系统受破坏

冷害对植物的伤害主要是破坏细胞中的膜结构。在低温影响下,膜由液晶态变为凝胶态,透性增大,使与膜有关的酶活性下降,生理活动受阻。同时,原生质流动明显变慢甚至停止。

2　水分平衡失调

低温会造成植物根系活力下降,吸收能力下降,蒸腾失水大于吸水,尤其是晴朗天气,叶温升高快,地温升高慢,更加剧了这一趋势,导致植株的叶尖、叶片甚至枝条干枯。

3　光合速率减弱

低温下叶绿素分解加剧,合成受阻,叶片失绿。低温还会影响到暗反应中的许多酶,使光合速率下降。如果低温伴有阴雨,则会使冷害加重。

4　呼吸代谢失调

冷害使植物的呼吸速率先上升后下降,出现大起大落。冷害初期,呼吸速率上升,放热多,有利于抵抗冷害;以后呼吸速率降低是伤害性反应,有氧呼吸受到抑制,无氧呼吸相对加强,会产生由无氧呼吸副作用引起的间接性伤害。

阅读材料 11-1:逆境胁迫下的两个重要假说

一、膜伤害假说

生物膜往往是胁迫的原初作用部位,低温下,生物膜的脂质会出现相分离和相变,膜由液晶态转变为凝胶态(如图 11-3),使膜选择透性丧失,一方面造成细胞内的电解质和非电解质大量外渗(外渗液中主要是 K^+,Ca^{2+},糖类等),另一方面膜脂相变使得一部分与膜结合的酶游离而失活,光合磷酸化和氧化磷酸化解偶联,ATP 形成明显减少,引起代谢失调,严重时导致植株死亡。在所有的膜系统的破坏中,叶绿体膜最先损伤,从而使放氧受抑制,其次是液泡膜,最后是原生质膜的损伤。

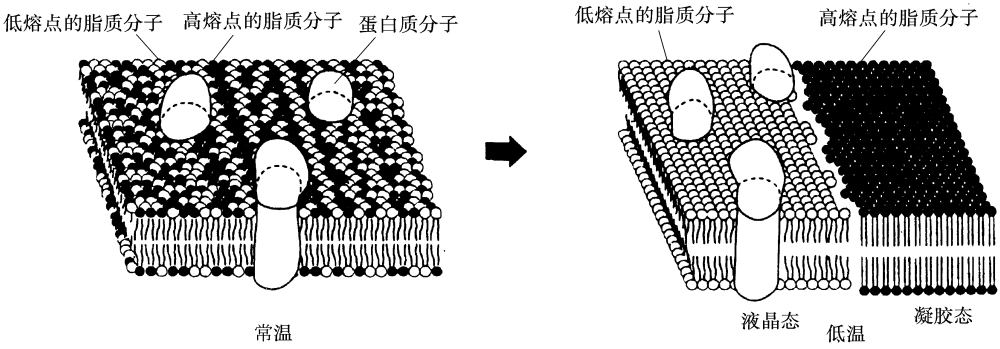


图 11-3　由低温引起的相分离

随着温度的下降,高熔点的脂质分子从流动性高的液晶态移动到凝胶态,液晶相和凝胶相间出现了裂缝

二、巯基假说

许多植物蛋白中均有巯基（—SH），当发生旱害、寒害、盐渍或热害时，均会引起植物的水分胁迫，蛋白质收缩，使蛋白质分子内或相邻蛋白质分子间的巯基相互接近，并脱水形成二硫键（—S—S—）。当这些胁迫因素消失时，细胞再度吸水，肽链松散，氢键断裂，但—S—S—键仍然存在，肽链的空间位置发生变化，蛋白质分子的空间构象改变，因而蛋白质结构被破坏，引起植物伤害或死亡（如图11-4）。植物对这些逆境的抵抗基础在于阻止蛋白质分子间二硫键的形成。组织内—SH多，—S—S—少的植株，抗性强，反之，抗性弱。

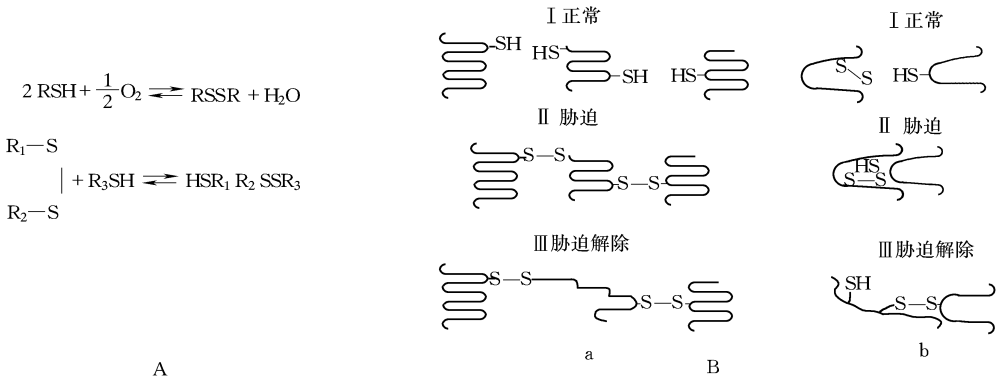


图11-4　逆境下蛋白质分子间—S—S—的形成而使蛋白质结构破坏示意图

A　二硫键形成的两种反应　B　蛋白质分子内与分子间二硫键形成示意图

a　相邻肽键外部的—SH基相互靠近，发生氧化形成—S—S—

b　一个蛋白质分子的—SH与另一个蛋白质分子内部的—S—S—作用形成分子间的—S—S—

（引自 Levitt，1962）

（二）冻害对植物的伤害

冻害在我国各地冬季几乎普遍存在，给农、林生产造成巨大影响。冻害对植物的危害主要是由于结冰引起的。由于温度降低的速率和程度不同，伤害就不同。结冰伤害分为细胞间结冰和细胞内结冰两种类型。

1. 细胞间结冰

通常在温度缓慢下降的情况下，细胞间隙中的细胞壁附近的水分结成冰，称为细胞间结冰。细胞间结冰的危害主要表现在三个方面：

① 原生质脱水　由于细胞间隙结冰会降低细胞间隙的蒸气压，周围细胞的水蒸气便向细胞间隙的冰晶凝聚，久之，会造成原生质脱水，蛋白质变性和膜系统受损。

② 机械损伤　当冰晶体积过大时，就会对原生质造成机械损伤。

③ 融冰伤害　温度回升过快，冰晶迅速融化，细胞壁易恢复原状，而原生质体却来不及吸水膨胀，有可能被撕破。

2 细胞内结冰

细胞内结冰是当温度迅速下降时,除了在细胞间隙结冰以外,细胞内的水分也结冰。一般是先在原生质内结冰,然后在液泡内结冰。细胞内结冰造成的主要伤害是机械损伤。冰晶体会破坏生物膜、细胞器和衬质的结构,使细胞亚显微结构的隔离被破坏,酶的活动无秩序,影响代谢。胞内结冰在自然条件下一般不会发生,一旦发生植物就很难存活。

二、植物抗寒性的生理基础

(一) 影响植物抗寒性的因素

一般情况下,高等植物膜脂中不饱和脂肪酸越多,不饱和度就越大,膜的固化温度越低,抗寒性越强。

冬性强的品种抗寒性强,冬性弱的品种抗寒性弱。木本植物在由生长转入休眠状态时,抗寒性逐渐增强,完全休眠时,抗寒性最强,由休眠状态变到生长状态时,抗寒性就显著减弱。一些不抗寒的植物,由于冬季休眠程度不深,天气刚一回暖就很快恢复生长,此时如突遇低温,极易遭受冻害。

各种植物原产地不同,生长期的长短不同,对温度的要求不同,抗寒能力也不同。例如,生长在北方的桦树、黑松等树木,能安全度过-40～-30 ℃的严寒,而生长在热带、亚热带的香蕉,则很易遭霜冻为害。

同一植物的不同生长期抗寒性也不同。生殖生长期比营养生长期易遭受冷害,而在营养生长中,生长快的比生长慢的易受冷害。冬性作物在通过春化以前的幼年阶段抗寒性最强,春化以后抗寒性急剧下降,完成光周期诱导后就更为降低。

另外,植物在长期进化过程中,在生长习性和生理、生化方面对低温形成了各种特殊适应方式。例如,一年生植物主要以干燥种子形式越冬;大多数多年生草本植物越冬时地上部死亡,而以埋藏在土壤中的延存器官(如鳞茎、块茎等)越冬;大多数木本植物或冬季作物除了在形态上形成或加强保护组织(如芽鳞片、木栓层等)和落叶外,主要是在生理、生化上有所适应,提高抗寒能力。

(二) 冬季低温来临前,植物对低温的适应性变化

植物在冬季来临之前,随着气温的逐渐降低,体内发生了一系列的适应低温的生理、生化变化,抗寒力逐渐加强。这种提高抗寒能力的过程,称为抗寒锻炼。

1 植株含水量下降

随着温度下降,植株吸水较少,含水量逐渐下降。随着抗寒锻炼的过程,细胞内束缚水含量相对提高,而自由水含量则相对减少,使细胞不易结冰,并减少蒸腾,有利于植物抗寒性的加强。

2 呼吸减弱

植株的呼吸随着温度的下降逐渐减弱。细胞呼吸微弱,消耗糖分少,有利于糖分积累;同时,代谢活动低,有利于对不良环境条件的抵抗。

3　ABA 含量增多

多年生树木（如桦树等）的叶子，随着秋季日照变短，气温降低，逐渐形成较多的 ABA，并运到生长点（芽），抑制茎的伸长，并开始形成休眠芽，叶子脱落，生长停止，植株进入休眠阶段，提高抗寒力。

4　保护物质增多

在温度下降的时候，淀粉水解成可溶性糖比较旺盛，所以，越冬植物体内淀粉含量减少，可溶性糖（主要是葡萄糖和蔗糖）含量增多。可溶性糖的增多可提高细胞液浓度，使冰点降低，又可缓冲细胞质过度脱水，保护细胞质胶体不致遇冷凝固。

由于经过抗寒锻炼，植物体内发生了上述生理、生化方面的变化，所以在冬季就变得很耐寒。到了春季，随着温度不断升高，植物的抗寒性便逐渐降低以至解除，这时再遇到低温便会受害。

三、提高植物抗寒性的途径

生产中预防低温危害的途径包括两方面：一方面是提高植物的抗寒性，另一方面是控制不利的气候条件。常用的方法有：

1　栽培措施

在栽培管理中选择良种壮苗，适时播种，增施有机肥料及磷、钾肥，合理灌溉等措施都可增强植物的抗寒性，以避免寒害。在冷空气来临时进行熏烟、覆盖等是防御低温危害的有效措施。培育抗寒性强的品种则是一个根本方法。

2　改善田间小气候

早春气温较低，育苗时采用温室、温床、阳畦，塑料薄膜和地膜覆盖等均可克服低温不利因素，以提早播种期。此外，还可设置屏风、覆盖等，也可改变作物小气候，避免低温危害。对一些经济价值高而又不耐寒的作物品种可利用温室或塑料大棚进行栽培，现在一些地区已广为发展。

3　化学药剂处理

许多生长延缓剂如多效唑、优康唑、矮壮素、B_9 等在作物、果树和花卉上广泛应用。其增强抗寒性的主要原因是通过使用生长延缓剂可延缓树木的新梢生长，提高细胞液浓度。

第三节　热害与植物的抗热性

一、热害

温度过高对植物造成的伤害，称为热害。而植物对高温胁迫的适应则称为抗热性。不同种类的植物对高温的忍耐程度有很大差异，根据对温度的反应，可将植物分为如下几类：

1　喜冷植物

喜冷植物适宜温度为零上低温（0～20℃），当温度超过 15～20℃时即受高温伤害，例如某些

藻类、细菌和真菌。

2. 中生植物

中生植物适宜生长温度为10～30℃，超过35℃就会受害，例如水生和阴生的高等植物、地衣和苔藓等。

3. 喜温植物

喜温植物中有些植物在温度超过45℃时就受害，称为适度喜温植物，例如阳生陆生高等植物；有些植物则在65～100℃时才受害，称为极度喜温植物，例如蓝绿藻、耐高温的真菌和细菌等。

高温的直接伤害是蛋白质变性与凝聚，但同时高温常引起蒸腾加强与细胞脱水。

发生热害的温度和作用时间有关，即致伤的高温和暴露的时间成反比，暴露时间愈短，植物可忍耐的温度愈高。表11-1列出了几种植物高温胁迫下的致死温度。

表11-1 植物在高温胁迫下致死的温度

植物	致死温度/℃	持续时间/min
黄花大烟草	49～51	10
西葫芦	49～51	10
玉米	49～51	10
芸薹	49～51	10
酸橙	50.5	10～30
仙人掌属	＞65	—
蛛丝长生花	57～61	—
马铃薯叶子	42.5	60
松树和云杉苗	54～55	5
苜蓿种子	120	30
葡萄(成熟的果实)	63	—
番茄果实	45	—
红松花粉	70	60
各种苔藓 水合	42～51	—
脱水	85～110	—

(引自 Levitt,1980)

二、高温对植物的危害

植物受高温伤害后一般会出现如下症状：树干向阳部分干燥、裂开；叶片出现死斑，叶色变褐、变黄；如葡萄、番茄等鲜果出现烧伤，则以后受伤处与健康处之间形成木栓，严重时甚至整个果实死亡；出现雄性不育，花序或子房脱落等异常现象。高温对植物的伤害是多方面的，可分为直接伤害与间接伤害两个方面。

(一) 直接伤害

高温在短期(几秒到几十秒)内直接影响原生质体结构，并由受热部位向非受热部位传递蔓延。可能原因如下：

1　蛋白质变性

高温破坏蛋白质空间构型,使其失去原有的生物学特性。蛋白质变性最初是可逆的,在持续高温下,很快转变为不可逆的凝聚状态。

一般植物器官、细胞的含水量愈少,抗热性愈强。故种子愈干燥,抗热性愈强;幼苗含水量愈多,愈不耐热。

2　脂质液化

生物膜主要由蛋白质和脂质组成,高温能把膜中的脂质释放出来,形成一些液化的小囊泡,从而破坏了膜的结构,使膜失去半透性和主动吸收的特性(如图 11-5)。脂质液化程度取决于脂肪酸的饱和程度,饱和脂肪酸愈多愈不易液化,耐热性愈强。如耐热藻类的饱和脂肪酸含量显著比中生藻类的高。

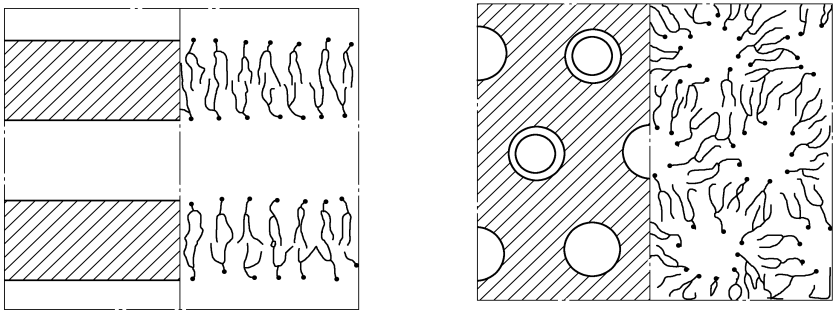


图 11-5　膜内脂质分子排列

A. 在细胞正常水分状况下双分子分层排列　B. 脱水膜内脂质分子成放射的星状排列

(引自 Levitt,1980)

(二) 间接伤害

间接伤害是指长时间高温引起代谢异常,逐渐使植物受害。高温常使植物蒸腾速率提高,引起过度失水。此时同旱害相似,因细胞失水而造成一系列代谢失调,导致生长不良。

1　饥饿

因为光合作用的最适温度一般都低于呼吸作用的最适温度,高温下呼吸作用大于光合作用,即消耗大于合成,高温持续时间过长,植物体就会呈现饥饿甚至死亡。

呼吸速率和光合速率相等时的温度,称温度补偿点。当温度高于补偿点时,植物就会消耗体内贮藏的养料,淀粉与蛋白质等含量显著减少。饥饿的产生也可能是由于运输受阻或库的接纳能力降低所致。

2　毒性

高温下,氧气溶解度变小,植物的有氧呼吸受抑,无氧呼吸增强,使乙醇、乙醛等有毒物质积累。提高高温时的氧分压,可显著减轻热害。同时,高温也会抑制含氮化合物合成,促进蛋白质降解,使体内氨过量积累而毒害细胞。

3　缺乏某些代谢物质

高温使某些生化环节受抑，从而引起植物生长所必需的维生素、核苷酸等活性物质缺乏，导致植物生长不良或出现伤害。

4　蛋白质合成下降

高温可促使细胞产生自溶的水解酶类，或溶酶体破裂释放出水解酶，导致蛋白质降解；高温还可破坏氧化磷酸化的偶联，使蛋白质生物合成的能量缺乏。此外，高温下核糖体和核酸的生物活性下降，从根本上降低了蛋白质的合成能力。

高温对植物的伤害可用图 11-6 归纳总结。

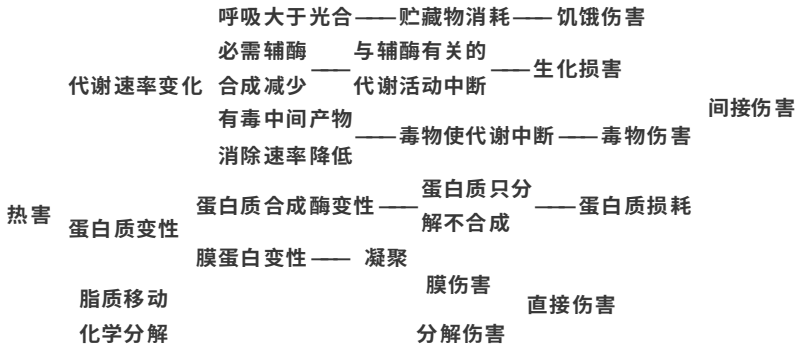


图 11-6　高温对植物的危害途径

(引自王忠)

三、植物抗热性的机制

植物对高温的适应能力称为抗热性。不少陆地维管束植物能适应较大的温度变幅，即能在较宽的温度范围内生活，如松、桦和栎等能在 -5～55 ℃温度范围内生活，这类植物称为广温植物，是广布种。还有一类植物不能适应温度的较大变动，称为窄温植物。窄温植物对温度要求严格，生活在特定的温度条件下，分布范围较窄。其中仅能在低温范围内生长发育的最怕高温的植物，称为低温窄温植物。如生活在低温环境中的雪球藻和雪衣藻，这些植物只能在冰点温度范围内发育繁殖。仅能在高温条件下生长发育最怕低温的植物，称为高温窄温植物。如在高温温泉中生活的菊科植物和某些蓝绿藻等只能生活在 70 ℃以上的温泉中，而喜高温的植物如椰子、可可等只分布在热带高温高湿地区。关于广温植物、窄温植物的生活强度与温度幅度的关系如图 11-7 所示。

1　植物的抗热性与其地理起源密切相关。通常，生长在干燥和炎热环境的植物，抗热性高于生长在潮湿、阴凉环境中的植物。如景天等肉质植物半小时的热致死温度是 50 ℃，而酢浆草等阴生植物则为 40 ℃左右。C_4 植物光合最适温度和温度补偿点均高于 C_3 植物，故抗热性强。

2　不同的植物部位与不同的生育期，抗热性也不同。成熟叶片的抗热性大于嫩叶，嫩叶大于衰老叶；休眠种子抗热性强，随种子吸涨萌发，抗热性下降；油料种子抗热性高于淀粉种子；果实越成熟抗热性越强；细胞内自由水/束缚水比例越低，抗热性越强。

3　植物的抗热性受体内代谢影响较大。蛋白质和酶热稳定性高，植物抗热性强；有机酸合

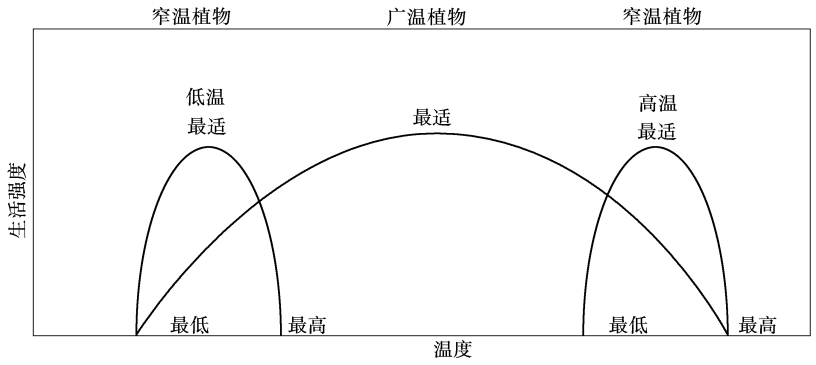


图 11–7　植物生活强度与温度变幅之间的关系

成能力强，可有效地消除氨的毒害，有利于抗热性提高。

四、提高植物抗热性的途径

1. 高温锻炼

高温锻炼可提高植物的抗热性。把鸭跖草属的一种植物在 28 ℃下栽培 5 周，其叶片耐热性提高到 51 ℃，而生长在 20℃下的对照，则为 47 ℃。

2. 培养和选用耐热作物和品种

培育、引用、选择耐热作物或品种是防止和减轻作物热害的有效方法。例如，选育生育期短的作物或品种，可避开后期不利的干热条件。

3. 改善栽培措施

采用灌溉改善小气候，促进蒸腾，有利于降温。采用高秆与矮秆作物、耐热作物与不耐热作物进行间种套作，可有效减轻矮秆作物与不耐热作物受高温危害的程度。对经济作物可进行人工遮荫。在树干上涂白，可以防止日灼。

4. 化学药剂处理

叶面喷施 $CaCl_2$，$ZnSO_4$，KH_2PO_4 等可增加生物膜的热稳定性。给植物施入维生素、核酸、生物素、激动素、酵母提取液等生理活性物质，能弥补高温造成的这些活性物质的匮乏，但由于价格偏高，尚不能应用于大田生产。

第四节　旱害与植物的抗旱性

全世界 14 多亿公顷的耕地面积中，6 亿公顷位于干旱、半干旱地区，约占 43%，由此造成的产量减少超过所有自然灾害的总和。在我国有近 465 万 km^2，即约有 48% 的土地面积处于干旱、半干旱地区。研究植物在干旱条件下生命活动规律及忍耐或抵抗生理，对于提高农业生产力

具有重要的现实意义。

一、旱害及类型

旱害是指土壤水分缺乏或者大气相对湿度过低而对植物造成的伤害。植物对干旱的适应与抵抗能力称为抗旱性。旱害分为土壤干旱和大气干旱。土壤干旱是指土壤中可利用水分不足，使植物组织处于缺水状态，对植物造成的伤害。大气干旱是指大气相对湿度过低（<20%），且常伴有高温，植物蒸腾过度而破坏体内水分平衡造成的伤害。我国西北、华北地区小麦灌浆期“干热风”就是大气干旱的典型例子，对产量造成很大影响。

二、植物体内水分亏缺的度量

干旱之所以对植物产生危害，是由于植物吸水速率低于失水速率，造成较长时间的水分亏缺，从而妨碍了正常生理活动的进行。在研究水分亏缺的程度时，常用水势、组织的相对含水量（RWC）、渗透势等作为指标，其中水势是目前使用最广泛的水分度量指标，植物水分亏缺越严重，水势值越低（如图 11-8）。

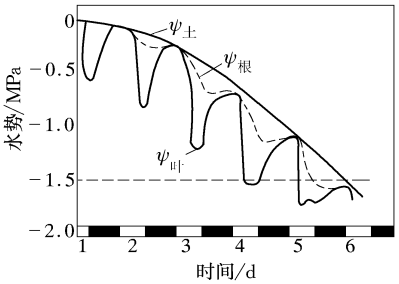


图 11-8　土壤水分不断减少的进程中植物叶、根表和土壤的水势变化

相对含水量是植物组织的实际含水量占同组织饱和含水量的百分比，又称相对紧涨度（RT），也是一个常用来指示植物水分亏缺程度的参数。其计算公式如下：

$$\text{相对含水量（RWC）} = \frac{\text{组织鲜重} - \text{组织干重}}{\text{组织水饱和后鲜重} - \text{组织干重}} \times 100\%$$

三、干旱对植物的危害

干旱会使植物发生萎蔫，叶片保卫细胞膨压变小，气孔关闭，蒸腾作用降低，能在一定范围内调节植物体内的水分平衡，是植物对干旱的一种适应。但植物萎蔫时，由于叶片柔软下垂，减少了受光面积，气孔关闭，叶肉细胞间隙变小，阻力增大，限制了 CO_2 进入，加上叶绿体受伤等原因，造成光合作用过程受抑制，植物生长停顿。同时，萎蔫还使植物体内发生很多不利的生理变化。

（一）原生质膜透性增大

原生质膜必须束缚一定量的水分，才能使构成膜的脂质分子保持正常的双分子层排列。干旱使细胞严重脱水（含水量降低到 20%以下），膜结构即遭到破坏，透性增加，引起电解质和非电解质大量外渗。这种现象可以从萎蔫叶浸水后电导度变大看出。

（二）破坏正常代谢过程

细胞脱水时，一般是抑制合成代谢，加强分解代谢。水分亏缺降低光合速率。呼吸速率一般

先是暂时提高,这是淀粉等分解,呼吸基质增多的缘故。呼吸虽高,但 ATP 产生的数量反而减少。后随着水分的继续亏缺,呼吸速率又降低。水分亏缺使植物细胞内蛋白质的合成减弱,而分解作用加强,积累过多的氨,使植物中毒。干旱还可加速核酸分解,使组织内的 RNA 和 DNA 含量减少,另一方面,DNA 和 RNA 的合成减弱,由此阻碍了蛋白质和各种酶的合成。

(三) 激素的变化

中生植物遭到干旱后 ABA 含量剧增。盆栽葡萄叶片水势从−0.2 MPa 降低到−1.3 MPa 时,ABA 含量增加 44 倍。ABA 的积累促进气孔关闭,利于植物抗旱。干旱还抑制 CK 的合成,CK 浓度降低,有利于气孔关闭。此外,干旱会引起乙烯释放量增加。

(四) 水分重新分配

干旱时植株体内不同组织和器官之间的水分,按各部位的水势高低重新分配。一般幼叶水势较低,能从老叶夺取水分,促使老叶早衰或脱落;处于胚胎状态的组织或器官,如生长点、花蕾、幼果等易丢失水分,停止生长,甚至脱落。因此,干旱常引起落花、落果、落叶,降低产量。但不同的生育期缺水植物的受害程度不同。果树在春季萌芽期缺水,常延迟萌芽,影响新梢生长量及开花坐果;秋季落叶后至冬季缺水,则易发生抽条或花芽干枯。

(五) 使细胞原生质受到机械损伤

干旱时,细胞壁和原生质都因失水而收缩,但因细胞壁的收缩程度较原生质小,就会发生原生质脱离细胞壁而被拉破的现象;或者细胞壁被原生质牵引而向内收缩形成许多皱褶,使原生质受到挤压而受伤害(如图 11−9)。久旱灌溉或突降大雨时,细胞壁吸水比原生质快,就会把原生质撕破,使植物细胞受害更为严重。

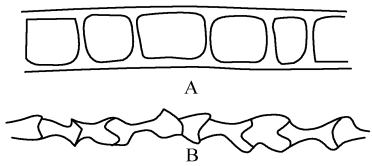


图 11−9　团扇提灯苔叶细胞脱水时的细胞变形状态
A. 正常的细胞　B. 细胞脱水后萎蔫状态
(引自王忠)

综上所述,干旱对植物的伤害是多方面的,大致可分为直接伤害和间接伤害。直接伤害就是细胞脱水,破坏了细胞结构,导致细胞死亡。这种危害发生快,常是不可逆的。间接危害是由于细胞失水而引起的代谢失调,营养缺乏,衰老加速,产量降低。这种危害过程缓慢,一般不至造成植株死亡。Levitt (1962) 把干旱危害的要点概括如图 11−10 所示。

四、植物的抗旱性

(一) 几种抗旱树种

不同植物的抗旱性差异明显。大部分林木和作物属于中生植物,它们的抗旱能力并不大,但也存在着比较耐旱的类型。如沙生植物都具有很强的抗旱能力,其中花棒、杨柴、柠条、胡枝子、黄柳、沙拐枣、梭梭、柳、胡杨、樟子松和文冠果等都是优良的治沙造林树种。此外,树木中的臭

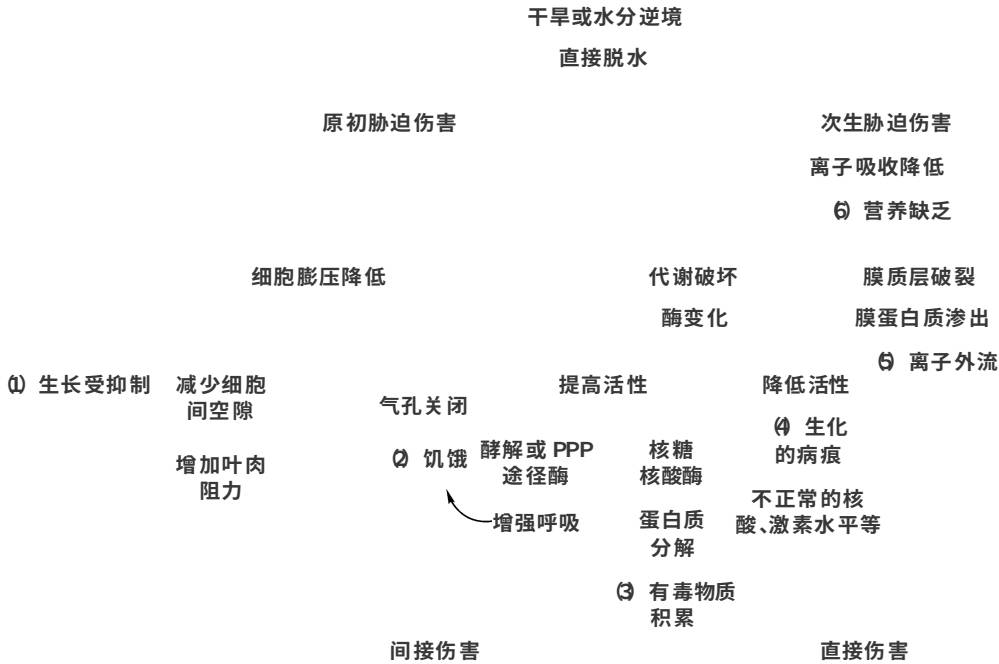


图 11-10　干旱引起的六种不同伤害

(引自 Levitt,1962)

椿、花椒、柞树及白榆等,果树中的扁桃、杏、石榴、无花果、核桃、菠萝、棕枣及油橄榄等抗旱能力也较强。苹果、梨、柿、樱桃、李、梅和柑橘等抗旱能力属中等。在生产中一定要根据土地的供水条件选择适合的树种栽植,做到适地适树。植物的抗旱性包括避旱和耐旱两种类型,涉及形态、解剖和生理等多方面的特性。

(二) 植物不同部位的抗旱性

1. 根系的抗旱特性

根系是植物的主要吸水器官,根系分布的深度和广度影响着植物的抗旱能力。深根性树种的抗旱力明显高于浅根性的树种。苗木的根冠比与抗旱能力有密切关系。沙漠中的小灌木骆驼刺,根的直径有 8~10 cm,长度超过 30 m,深达地下水层,根系面积较地上部分面积大几千倍,因此能在极度干旱的沙漠中生长。

2. 地上部分的抗旱特性

植物体内的水分绝大部分是通过叶子散失的,所以地上部分的抗旱性主要表现在叶部。叶片变小,叶子退化或干旱时卷曲,栅栏组织发达,角质层加厚,以及气孔下陷等形态、解剖学特点,都足以降低蒸腾,使植物能适应干旱的环境。

植物气孔的灵敏度也是一个重要的抗旱特征。抗旱力较强的植物,常在干旱来临,叶子含水量开始下降时,气孔就灵敏地作出反应而迅速关闭。例如能在干燥生境中生长的美国黄松和山地松,当水势降到-1.7~-1.4 MPa 时,气孔就完全关闭,而抗旱力弱的北美黄杉和巨冷杉,气孔

关闭时的叶水势分别为 −2.2～−1.9 MPa 和 −2.5 MPa。但在干旱不太严重的情况下，气孔开闭灵敏度高的植物往往会过早地关闭气孔，进而使光合强度降低，影响产量。

3. 细胞和原生质的抗旱性

在干旱地区，植物细胞的小型化，也有助于提高抗旱能力。液泡小而原生质贮藏物质所占比例大的细胞，耐旱能力也比较强，因为这种细胞在脱水时不易引起原生质的急剧变形。种子之所以能忍受强烈的失水，即与此有关。

植物忍受干旱的能力，还在于原生质的性质。抗旱植物原生质具有较大的黏性和弹性，其束缚水含量高，自由水含量低。原生质的黏性较大，其保水能力较强，遇干旱时失水少，原生质不至凝聚变性，且能忍受高温。原生质弹性大，脱水时受机械损伤的可能性小，且易恢复原状。如有些沙漠植物能在含水量极低的情况下（水分仅占鲜重的30%）长期存活。有些植物甚至能失水至风干状态，但获得水分后能很快恢复正常生命活动，继续生长。

植物的抗旱能力，往往也反映在代谢的稳定性上，即在失水不太严重时仍能维持正常的代谢，或不易造成不可逆的破坏。在干旱条件下，抗旱植物的渗透调节物质脯氨酸等含量大多高于不抗旱的植物，从而有利于渗透调节，提高膜蛋白的耐脱水能力和膜结构的稳定性。在干旱条件下，抗旱植物光合作用仍较强，尤其是蛋白质和淀粉的合成能力较强，因此，能积累一定量的干物质。肉质植物是典型的节水的旱生植物，一些中生的抗旱品种也具有这种特性，这类植物的气孔只在夜间或清晨开放。如 CAM 植物，它们的光合作用是通过 CAM 途径，在夜间固定 CO_2，白天再释放出来合成糖类。

五、提高抗旱性的途径

1. 选育抗旱品种

选育抗旱性强的作物品种是提高抗旱性的根本途径。这虽然属于遗传育种学科的范畴，但要依赖植物生理学为其提供理论和有效的筛选方法。

2. 抗旱锻炼

抗旱锻炼是人工给植物以亚致死剂量的干旱条件，让植物经受锻炼，提高其对干旱的适应能力。生产上采用的双芽法、蹲苗、搁苗及饿苗等都是有效的方法。双芽法是播前种子锻炼，将种子在水中吸涨 24 小时，放到 15～20 ℃条件下萌动，并风干到原来的质量。如此反复 2～3 次后再播种。经过锻炼长出的幼苗，其原生质的亲水性、黏性和弹性提高，细胞的渗透势下降，根系吸水能力增强，从而提高了植物的抗旱性。一些树木和作物在苗期适当控制水分，抑制生长，以锻炼其适应干旱的能力，称为“蹲苗”。蹲苗的时期不宜过长，蹲苗后要注意及时加强营养条件，使其尽快恢复生机。蔬菜和有些花卉在移栽前拔起，让其萎蔫一段时间再栽，称为“搁苗”。甘薯剪下的藤苗一般要放置阴凉处 1～3 天甚至更长时间再栽，称为“饿苗”。这些措施都有提高抗旱能力的作用。试验证明经锻炼的苗，根系发达，植株保水力强，叶绿素含量高，以后遇干旱时，代谢比较稳定，干物质积累多。

3. 化学药剂处理

播前用一定量的微量元素浸种或拌种有提高抗旱性的作用。如用 0.5% 的 H_3BO_4，$CuSO_4$ 溶液，0.2% $MnSO_4$ 和 $ZnSO_4$ 溶液或 0.025 mol·L^{-1} $CaCl_2$ 溶液浸种，以及用 0.05% $ZnSO_4$ 喷

洒叶面,都有提高抗旱性的作用。

4 生长调节剂和抗蒸腾剂的使用

干旱条件下,植物体内的 ABA 含量增加,可促进气孔关闭,降低蒸腾,提高植物的抗旱性。外施 ABA 同样具有抗旱效果。此外,生长抑制剂和生长延缓剂都具有抑制生长,减少蒸腾面积,降低水分消耗,增强植株抗旱性的作用。常用的有多效唑、矮壮素、B_9、整形素、调节膦和三碘苯甲酸等。

在不影响植物正常生理活动的前提下,使用抗蒸腾剂,适当减少水分蒸腾,可达到减少植物体内水分散失,提高抗旱能力的目的。

5 合理施肥

有机肥具有持效期长,能够改良土壤的理化性质,增强土壤的蓄水能力等作用。因此,多施有机肥不仅可以为植物提供丰富的矿质营养,而且有助于增强植物的抗旱能力。另外,磷、钾肥可提高植物的抗旱性。在植物生长发育的各个关键时期,如果树的开花期、果实膨大期等,增施磷、钾肥,能显著提高植株的抗旱能力。微量元素硼、铜也有助于提高植物的抗旱性。若氮肥过多,则枝叶徒长,蒸腾失水过多,不利于抗旱。

第五节 涝害与植物的抗涝性

水分不足固然对植物生长不利,但水分过多对植物也有害。水分过多对植物的危害称涝害,植物对积水或土壤过湿的适应力和抵抗力称植物的抗涝性。广义的涝害包括两层含义,即湿害和涝害。

一、湿害

一般旱田作物在土壤水分过多(饱和)的情况下所受的影响,就称为湿害。

湿害的危害作用主要表现在湿害降低了土壤中的氧气含量,进而对作物产生直接和间接影响。① 土壤缺氧,妨碍根部呼吸,不利于吸水和吸肥。② 土壤缺氧,影响了土壤中的细菌活动。一方面好气性细菌,如氨化细菌、硝化细菌和硫细菌等,正常活动受阻,影响矿质的供应;另一方面嫌气性细菌活跃,如丁酸细菌等,增大了土壤溶液的酸度,影响植物对矿质的吸收。与此同时,还产生一些有毒的还原产物,如硫化氢、氨等,能直接毒害根部。

二、涝害

如果地面积水,淹没了作物的全部或一部分,对植物造成的危害就称为涝害。

涝害使作物生长不良,甚至死亡,受害程度与缺氧程度有关。由于缺氧使有氧呼吸受抑制,可溶性糖大量被消耗,酒精等有毒物质积累,光合作用下降甚至停止,分解大于合成,植株生长受阻,产量下降。轻度缺氧时,由于合成不能补偿分解,植株会逐渐饿死;严重缺氧时,蛋白质分解,

原生质结构遭受破坏而使植株死亡。

涝害与环境条件有密切的关系。流水中含氧量大，植株受害比静水轻；污水透光性差，且有泥沙堵塞气孔，比清水危害大；高温会促进呼吸，增加植物消耗，因此危害大于低温条件。

三、植物的抗涝性

植物的抗涝能力因多种因素而发生变化。不同类型植物、品种、生育期其抗涝能力都不相同。抗涝性强的树种大多原产于江、河、湖畔等低洼潮湿的地方，如水松、柳、枫杨及乌桕等；抗涝性中等，适应性较高的树种有桑、悬铃木、棠梨和紫穗槐等；抗涝性弱的树种一般分布在排水良好的地方，如杉木、构树、刺槐和梧桐等，土壤稍有积水就会受害。果树中的葡萄、枣、梨和柿耐涝性较强，苹果、核桃耐涝性中等，无花果及桃、杏、樱桃等核果类最不耐涝。

植物在不同生育期受涝害影响不同。一般抗涝性不强的植物，主要是在幼苗期和衰老期容易受害。生长衰弱，受病、虫危害的植株也易受害。

实践证明，植物地上部分向根系供氧能力的大小不同，是植物抗涝性不同的主要原因。通过茎、叶向根系供氧的能力与植株的通气组织，特别是根的结构有密切关系。水稻、莲等耐涝植物从叶到根具有细胞间隙发达的通气组织（如图 11–11）。

还有些植物耐涝是因为在代谢上有消除毒物的能力，或能够利用其他物质作为氧的供体，以适应 O_2 的不足；还有的能够抑制有毒物质的合成。总之，植物在代谢上的抗涝性是多方面的。

防止涝害的最根本途径是搞好水利建设。但当水涝发生后，应加速排涝，并结合洗苗，除去堵塞气孔和粘贴叶面的泥沙，以加强作物呼吸作用和光合作用。此外，须适当施肥，尽快恢复作物生长势。

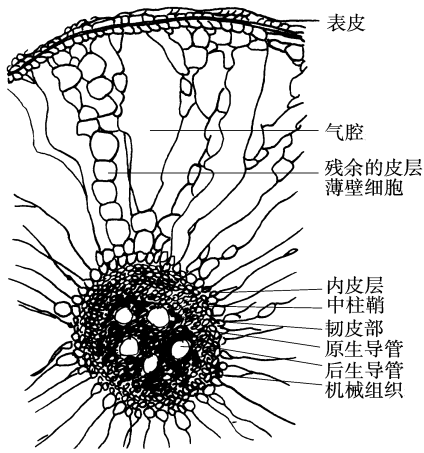


图 11–11　水稻老根结构
（引自徐汉卿）

第六节　盐害与植物的抗盐性

世界上盐碱土的面积约有 4 亿公顷，约占灌溉农田的 1/3。我国盐碱土主要分布于西北、华北、东北和滨海地区，总面积达到 2 千万公顷，约占总耕地面积 10%，随着灌溉农业的发展，盐碱土面积还将不断扩大。因此，提高作物耐盐性，加强盐碱土的生物治理与综合开发是农业中的重大课题。

一、盐分过多对植物的危害

土壤中盐分过多对植物生长发育产生的危害,称为盐害,主要表现在以下几个方面:

(一) 吸水困难

土壤盐分过多,提高了土壤溶液的浓度,使土壤水势过低,阻碍了植物吸水,造成生理干旱,使植物生长受抑制。

(二) 单盐毒害

虽然土壤中含有各种盐类,但往往以一种盐类为主,形成生理上不平衡的溶液,使植物受到毒害作用。轻则抑制生长发育,重则死亡。

(三) 代谢失调

盐分过多使植物遭受水分胁迫,影响细胞膜系统的透性,并进而影响各种代谢过程。盐分过多时,植物 PEP 羧化酶和 RuBP 羧化酶活性下降,叶绿体趋于分解,叶绿素被破坏,叶绿素和胡萝卜素的合成受到干扰,同时也会引起气孔关闭,因而使光合作用速率下降。轻度盐害会促进呼吸作用,高盐则抑制呼吸。盐分过多还会降低植物体内蛋白质的合成速率,加速贮藏蛋白质的分解,使植物体内氨积累过多,因而造成毒害。

二、植物的抗盐途径

植物对土壤盐分过多的适应能力或抵抗能力称为抗盐性。根据植物抗盐性可以将植物分为两大类,一是非盐生植物 (也称甜土植物) ,二是盐生植物。盐生植物比较抗盐,如碱蓬,其可生长的盐度范围为 1.5%～2.0%,某些藻类植物的可生长盐度范围为 5%～9%。非盐生植物的抗盐能力也不一样,向日葵、棉花等抗盐能力较强,小麦、玉米等则比较弱。植物对盐渍环境的适应机制主要有以下四种。

(一) 泌盐

有些盐生植物如柽柳、碱蓬及叶匙草等,根部吸收大量盐分后并不在体内积累,而是通过茎或叶上的泌盐腺主动地分泌到体外。

(二) 拒盐

有些盐生植物如艾属、长冰草和胡颓子等,其根细胞膜能减少盐离子透入或“拒绝”一部分盐离子进入细胞,并通过在液泡内积累有机酸、可溶性糖等物质使水势降低,以保证根系吸水。

(三) 稀盐

某些盐生植物虽然吸收了大量盐分,但通过根吸收大量水分并迅速生长,或增加肉质化程度

使体内盐分受到冲淡稀释，从而免受盐害，如某些耐盐大麦、小麦，盐生的滨藜属、落地生根属等。

(四) 耐盐

以上三种方式是避免盐分在植物体内积累，也可合称为避盐。耐盐则是植物通过自身代谢的适应性，忍受盐分过多的侵袭。如增加对 K^+ 的吸收，保持营养元素平衡，在液泡内积累无机离子 (K^+) 或小分子有机物，降低水势以利吸水。有些植物在较高盐浓度中仍能保持酶活性的稳定，维持正常的代谢。有的植物细胞中积累大量的清蛋白，提高了亲水胶体对盐类凝固作用的抵抗力，从而避免原生质受电解质影响而凝固。另外，有些植物在盐渍环境中诱导形成二胺氧化酶，以分解有毒的二胺化合物 (如腐胺、尸胺等)，消除其毒害作用。

三、抗盐植物

植物的抗盐能力，因物种而异，在非盐生植物中，抗盐能力也有很大差异。选择抗盐植物是盐碱地树木和作物种植成败的关键。中亚葡萄及原产西欧的白哈利、黑哈利、白羽、晚红蜜、珊瑚珠和玫瑰香等，梨树中的杏叶梨、杜梨以及中亚系杏、扁桃、枣等均有较强的抗盐碱能力。农作物中的甜菜、高粱和黍等抗盐性也很强。

选择耐盐植物，首先应立足本地区，对本地区那些耐盐性较强，经济价值较高的植物，应列为选择对象进行栽培种植。除本地区的植物外，也可引进其他地区的某些经济价值较高的耐盐植物。如新疆的沙枣已在山东安家落户，美洲的紫穗槐已在我国各盐渍区广泛种植，原产西欧的多种葡萄也引入我国新疆栽培，原产欧洲的大米草也在我国黄海和东南沿海海滩上大量繁衍。

四、提高植物抗盐性的措施

1. 选育抗盐植物

选育抗盐品种是提高植物抗盐性的根本途径。可以采用有效的抗盐生理、生化指标，对现有品种进行筛选；利用组织培养技术，选育抗盐突变体；利用基因工程技术，转移抗盐基因等。

2. 播前种苗处理

播种前，将种子按盐分浓度梯度依次进行一定时间的处理，可显著提高植物的抗盐性。用微量元素 Fe，Mn，B 和 Ca 等在播前处理种子，也可提高植物的抗盐性。

3. 激素处理

据报道一些植物激素和生长调节剂可提高植物的抗盐性。如用 10^{-6} mol·L^{-1} 和 4×10^{-6} mol·L^{-1} ABA 处理无花果，可提高其抗盐性；IAA 处理小麦种子可抵消 Na_2SO_4 对根系的抑制作用；CTK 可促进盐诱导的豌豆根系生长，促进小麦在盐渍土壤中萌发和生长。

4. 栽培措施

轮作绿肥和施用有机肥料，可改良土壤，减少土壤水分蒸发，降低土壤盐分积累，并能改善植物的营养状况，有利于壮苗培育，提高抗盐能力。由于盐碱土中磷易被固定，增施磷肥能加速植物的生长发育，促进蛋白的合成，并增强细胞原生质的亲水能力，因而可提高植物的抗盐性。

阅读材料 11-2 :几种常见耐盐树种

选择耐盐树种,应根据盐碱地中土壤含主要盐分的种类、土壤含盐量和碱化程度选择不同的树种。表 11-2 列出了我国主要盐渍区的主要耐盐树种。

表 11-2　主要耐盐树种耐盐能力一览表

盐碱土区	土壤含盐量/%	树　　种
滨海海浸盐渍区	0.1～0.2	毛白杨、八里庄杨、青杨、小叶杨、白城杨
		合作杨、小美旱、波杂 194
		榆、唐柳、丝棉木
	0.2～0.4	杞柳、侧柏、白榆、白蜡、刺槐、皂角
		杜梨、桑树、臭椿、苦楝
	0.4～0.6	沙枣、柽柳、枸杞、紫穗槐
东北苏打碱化盐渍区	0.1～0.2	桦木、黄菠萝、胡桃楸、山杏、旱柳、桃叶卫茅
		水曲柳、花曲柳、紫檀、蒙古桑、山杨、糖槭
		爆竹柳、丁香、榆叶梅
	0.2～0.3	刺槐、臭椿、小叶杨、中东杨、小青杨、杜梨、柿树
		蒙古柞、樟子松、白榆
	0.3～0.4	柽柳、胡枝子、锦鸡儿、枸杞
黄淮海斑状盐渍区	0.2～0.3	小叶杨、加拿大杨、大关杨、八里庄杨
		合作杨、小美旱、白城杨、毛白杨
	0.3～0.5	新疆杨、枣树、侧柏、白榆、榔榆、白蜡、杜梨、槐树、刺槐、苦楝
		皂角、臭椿、桑树、合欢、紫穗槐、杞柳
	0.5～0.7	柽柳、枸杞、沙枣
宁蒙片状盐渍区	0.2～0.4	新疆杨、箭杆杨、钻天杨、辽杨、小黑杨、芦热杨
		小美旱、小叶杨、白城杨、旱柳、大叶白蜡
	0.4～0.6	银白杨、小叶白蜡、白柳、山杏、杜梨
		刺槐、皂角、臭椿、白榆、紫穗槐
	0.6～0.3	柽柳、枸杞、胡杨、沙枣
甘新青藏内蒙古高寒盐渍区	0.3～0.5	新疆杨、箭杆杨、钻天杨、辽杨、青杨
		大黑杨、黑杨、大叶白蜡
	0.5～0.7	银白杨、白柳、小叶白蜡、杜梨、臭椿
		刺槐、桑树、白榆、紫穗槐
	0.7～1.0	柽柳、胡杨、沙枣、枸杞

第七节　环境污染与植物生产

随着人口增长和工业规模的不断扩大，厂矿、居民区、现代交通工具等排放的废渣、废气和废水日益增多，再加上农业生产中大量使用农药、化肥等化学物质，残留的有害物质的增加，已超过生态系统自然净化的能力，造成环境污染。环境污染不仅直接危害人类的健康和安全，而且也伤害动、植物，给农业生产造成巨大损失。环境污染一般可分为大气污染、水污染和土壤污染等，其中以大气污染和水污染的危害面积较广，同时也易于转变为土壤污染。

一、大气污染

(一) 大气污染物

大气污染物主要是燃料燃烧时排出的废气、工业生产过程中排出的粉尘、废气以及汽车尾气等。大气中污染物的种类很多，主要有硫化物、氟化物、氯化物、氮氧化物、臭氧、粉尘以及带有各种金属元素的气体。

(二) 大气污染物的侵入途径和伤害方式

植物有大量叶片，不断与大气进行着气体交换，且固定不动，无法躲避污染物的侵入。许多植物对大气污染敏感，容易受到伤害。

1. 污染物的侵入途径

大气污染物进入植物体内的途径主要是气孔。有的污染物还直接对气孔开度有影响，如 SO_2 促使气孔张开，而 O_3 则促使气孔关闭。另外，角质层对 HF 和 HCl 有相对高的透性。

2. 污染物伤害方式

污染物在细胞内积累到一定浓度，就会对植物造成伤害，危害方式可分为急性、慢性和隐性三种。急性伤害是有害气体浓度较高时，短时间内对植物造成的伤害，如叶片出现伤斑、枯萎、脱落，甚至整株死亡。慢性伤害是低浓度的污染物在长时间作用下对植物造成的伤害，如叶片褪绿、生长发育受到影响等。隐性伤害是指更低浓度的污染物长时间作用下造成的危害，在外部一般看不出症状，只造成生理障碍，使产量、品质下降。

(三) 几种主要大气污染物对植物的伤害

1. SO_2

SO_2 是我国目前最主要的大气污染物，排放量大。大气中 SO_2 质量浓度达到 0.05～10 $mg \cdot L^{-1}$ 就有可能危害植物。SO_2 与大气中的水气结合，可转化为硫酸雾，硫酸雾遇冷凝结，以酸雨的形式降落地面，对植物会造成严重伤害。

SO_2 侵入植物组织后变成 H_2SO_3，使叶绿素变成去镁叶绿素而丧失功能；H_2SO_3 与光合初

产物或有机酸代谢产物(醛)反应生成羟基磺酸,抑制气孔开放、CO_2 固定和光合磷酸化,影响有机酸和氮代谢;SO_2 还会破坏生物膜的选择透性,使细胞内的 K^+ 外渗,破坏细胞内的离子平衡,并使气孔开闭调节的灵敏度下降;SO_2 还可破坏蛋白质的二硫键,使原生质、膜蛋白及酶活性受到影响。

SO_2 对植物伤害的主要症状是叶片失绿黄化,坏死斑逐步扩大,最后全叶变白脱落,其典型特征是伤斑与健康组织的界线十分明显。

2. 光化学烟雾

排放到大气中的氧化氮类物质和燃烧不完全的烯烃类碳氢化合物,在强烈的紫外线作用下,形成一些氧化能力极强的氧化性物质,如 O_3,NO_2,醛类和硝酸过氧化乙酰(PAN)等,这些物质再与大气中的粒状污染物(如硫酸液滴、硝酸液滴等)混合,呈浅蓝色烟雾状,称为光化学烟雾。

(1) O_3 O_3 是光化学烟雾的主要成分,对植物有强烈的伤害作用,主要表现为:氧化质膜的组成成分,破坏质膜,增加细胞内物质外渗;破坏多种酶的结构,造成这些酶失活,进而影响各种代谢过程;抑制呼吸作用,破坏叶绿素合成,降低光合速率。

O_3 造成的伤斑一般出现在成熟叶上,伤斑零星分布于全叶,随后逐渐出现叶卷曲,叶缘和叶尖干枯脱落。

(2) 氮氧化物 大气污染中的氮氧化物包括 NO_2,NO 和硝酸雾,其中 NO_2 毒性最大(但略低于 SO_2),所占比例也最大。NO_2 对植物造成的伤害作用表现为抑制酶活力,影响膜的结构,使膜透性增大,降低还原能力。

氮氧化物的危害症状为:叶片出现不规则水渍斑,并产生不规则白色、黄褐色小斑点,严重时叶片失绿、褪色,进而坏死。在黑暗或弱光下植物更易受害。

(3) PAN PAN 剧毒,可使光合速率下降,影响呼吸作用和细胞的合成等生理过程。空气中 PAN 质量浓度在 20 $\mu g \cdot L^{-1}$ 以上就会伤害植物,伤害症状为初期叶背呈银灰色或古铜色斑点,后期叶背凹陷、变皱、扭曲,呈半透明。更严重时,叶子两面都坏死,开始呈水渍状,干后变成白色或浅褐色的坏死带。

3. 氟化物

引起大气污染的氟化物有 HF,SiF_4,硅氟酸(H_2SiF_6)及 F_2 等,其中 HF 排放量最大,毒性最强。当 HF 的质量浓度为 1~5 $\mu g \cdot L^{-1}$ 时,较长时间接触可使植物受害。

气态氟化物主要由气孔进入植物体内,但不伤害气孔附近的细胞,而是沿输导组织,向叶片的尖端和边缘移动,使其受到危害。氟化物对植物的危害,主要是 F^- 能与酶蛋白中的金属元素或与 Ca^{2+},Mg^{2+} 等离子结合,使酶失去活性。F^- 还可使叶绿素合成受阻,叶绿体破坏。危害的症状与 SO_2 危害的症状相似,叶尖、叶缘出现伤斑(灰色烟斑),受害叶组织与正常组织之间常形成明显界限(有时呈红棕色)。未成熟叶片易受损害,枝梢常枯死。

二、水污染

随着工、农业生产的发展和城镇人口的集中,含有各种污染物的工业废水、生活污水和矿产污水,大量排入水系,造成水污染。

污水的污染物种类相当多,如金属污染物(汞、镉、铬、锌、镍和砷)、有机污染物(酚、氰、三氯

乙醛、苯类化合物、醛类化合物和石油油脂等）和非金属污染物（硒、硼和酸类等）。其中酚、氰、汞、铬和砷，通常合称为环境污染的五毒，它们对植物危害的质量浓度分别是：酚为 50 mg·L^{-1}，氰为 50 mg·L^{-1}，汞为 0.4 mg·L^{-1}，铬为 5～20 mg·L^{-1}，砷为 4 mg·L^{-1}。

酚导致细胞质膜受损，影响水分和矿质代谢，使叶色变黄，根系变褐腐烂，植株生长受到抑制。氰化物可抑制植物的呼吸作用，影响植物体内多种金属酶的活性，使植株矮小，分蘖少，根短而稀疏，生长停滞，甚至干枯死亡。汞可引起植株光合速率下降，叶子黄化，分蘖受阻，根系发育不良，植株矮小。铬使水稻叶鞘出现紫褐色斑点，叶片内卷，褪绿枯黄，根系短而稀疏，分蘖受限制，植株矮小。高浓度的铬还会间接影响钙、钾、镁和磷的吸收。砷可使叶片变为绿褐色，叶柄基部出现褐色斑点，根系变黑，严重时植株枯萎。

三、土壤污染

土壤污染主要来自水污染和大气污染。用受污染的水灌溉农田，有毒物质会在土壤中沉积；大气污染物随雨、雪落下，也可渗入土壤内；施用某些残留量较高的化学农药，也会污染土壤。土壤污染对植物的危害主要有以下两点：

1. 改变土壤理化性质

土壤污染可使土壤 pH 发生变化，破坏土壤结构，进而影响土壤中微生物的活动和植物的正常生长发育。

2. 重金属污染物的危害

重金属是具有潜在危害的污染物。它不能被微生物所分解，可以在植物体内富集，并可将某些重金属转化为毒性更强的金属有机物。

阅读材料 11-3：植物在环境保护中的作用

植物不仅可以绿化、美化环境，而且可以起到净化环境和监测、预报环境污染状况的作用。

（一）净化环境

1. 吸收污染物

植物可以吸收环境中的污染物，这些污染物有的可在植物体内积累，植物仍能正常生长。表 11-3 列出了可以吸收污染物的植物名称。

表 11-3　各种植物对有害气体的吸收情况

有害气体种类	植　物　名　称
SO_2	地衣、槭、桦、白蜡、山杨、山楂、板栗、夹竹桃、丁香、榉、栎、水青冈、核桃、刺槐、柳、榆、臭椿、梨、悬铃木、合欢、大叶黄杨、海桐、米兰、落叶松、云杉等
HF	油茶、拐枣、海桐、珊瑚树、万寿菊、矮牵牛、垂柳、柑橘、板栗、葡萄、桃、梨、刺槐、月桂、女贞、梧桐、大叶黄杨等
O_3	白栎、白桦
Hg	夹竹桃、樱花、八仙花、美人蕉、广玉兰、腊梅

植物叶面有皱纹或分泌油脂,可吸附或黏着粉尘。如冬青、朴树、榆树、广玉兰、重阳木、女贞和刺槐等都有巨大的吸尘、滞尘能力。公路两旁的树木对截留汽车废气中的铅污染物有重要作用。

水生植物中的水葫芦、浮萍、金鱼藻和黑藻等有吸收水中的酚和氰化物的作用,也可吸收汞、铅、镉和砷。不过,对已积累金属污染物的植物,一定要慎重处理,不要再作药用、禽畜饲料和田间绿肥,以免影响人、畜健康。

2 分解污染物

污染物进入植物体后,有的分解为营养物质,有的形成络合物,从而降低毒性,所以,植物具有解毒作用。研究证明,酚被植物吸收后,5~7 天即全部分解。氰化物在植物体内能分解转变为营养物质。

3 杀灭病菌

许多树木如杨、云杉、桦、柠檬桉、悬铃木、紫薇、桧柏属、橙、柠檬、茉莉、柏、白皮松、柳树、稠李、枸杞、雪松、臭椿、楝树、紫杉、马尾松、柠木、梓树、枫香和雪莲木等都有较强的杀菌能力。一些水生植物如水葱、水生薄荷、芦苇和泽泻等也有一定的杀菌能力。

4 抑制藻类生长

城市和畜禽养殖场附近的水域由于大量积累营养物质,导致藻类繁生,水色浓绿浑浊,甚至变黑发臭,影响景观和卫生。为控制藻类生长,除采用换水和施用化学药剂等措施外,也可种植某些水生植物如水葫芦、凤眼莲、水葱、芦苇、香蒲、爵床和牛毛毡等抑制藻类生长。其抑制的原因有三:一是遮光作用,二是营养竞争,三是分泌生长抑制物质,水生植物的根系或叶子能分泌一些物质,抑制藻类的光合作用等代谢过程,从而使其生长受抑制。

(二) 环境监测

监测环境污染是环境保护工作的一个重要环节。除了进行化学或仪器分析测定外,植物监测也是一个重要方面。植物监测简便易行、便于推广。有些植物对污染物极为敏感,在污染物极低的浓度下,植物即可表现出伤害症状,这类植物称作污染指示植物。一般是选用对某一污染物敏感的植物,用以监测大气和环境的质量。常用的指示植物见表 11-4。

表 11-4 几种常用的有毒污染物的指示植物

污染物	指示植物
SO_2	紫花苜蓿、棉花、核桃、大麦、芝麻、落叶松、雪松、马尾松、枫杨、杜仲、地衣
HF	唐菖蒲、玉米、郁金香、桃、雪松、落叶杜鹃、杏、李
O_3	烟草、苜蓿、大麦、菜豆、花生、白杨、三裂悬钩子、矮牵牛
PAN	牵牛、菜豆、苜蓿、莴苣、芹菜、大理花
NO_2	番茄、大豆、莴苣、向日葵、杜鹃等
Cl_2,HCl	萝卜、复叶槭、落叶松、油松、菠萝、桃
Hg	女贞、柳树
As	水葫芦

(引自李合生,2002)

四、提高植物抗污染性的途径

对于环境污染的防治，最根本的办法是尽可能降低污染程度，但通过各种途径提高植物抗污染的能力，也是当前农、林生产及环境绿化中行之有效的措施，可通过以下几个方面进行。

1　选择抗性植物

一般说来，植物对大气污染的抗性，木本植物比草本植物抗性强，阔叶树比针叶树抗性强，而常绿树比落叶树抗性强。从形态上看，叶面积小，叶子较厚，叶面角质层厚等特点，有利于增强植株抗污染性。有些植物如桑科、大戟科、夹竹桃科和仙人掌科等具有乳质或分泌特殊汁液，也具有较强的抗性。另外，同一植物的不同生育期，生长发育情况不同，抗性也不同，幼龄树和新生幼叶比老叶有较强的抗性。表 11－5 列出了几种植物对常见污染物的抗性。

表 11－5　一些植物对常见污染物的抗性

污染物	抗性强	抗性中等	敏　感
SO_2	丁香、夹竹桃、刺槐、侧柏、桂花、玉米、高粱、洋葱、马铃薯、文竹、仙人掌	桃、梧桐、华山松、樟子松、水杉、白蜡树、桑、女贞、三角枫、乌桕、花生、菜豆、黄瓜、茄子、番茄、紫茉莉、寿菊、鸢尾	悬铃木、油松、马尾松、落叶松、白桦、合欢、杜仲、梅花、芝麻、蚕豆、棉花、大豆、小麦、辣椒、菠菜、胡萝卜、大波斯菊、玫瑰、中国石竹、天竺葵、月季
O_3	薄荷、唐菖蒲、胡椒、银杏、松、杉、桧、楠、海桐、夹竹桃、温州蜜柑	赤松、樱、梨、蔷薇、桔梗、金钱、莴苣	烟草、苜蓿、大麦、玉米、花生、荞麦、菠菜、番茄、小麦、葡萄、丁香、桦、白杨、大豆、甜菜
NO_2	黄瓜、西瓜、水稻、玉米、杉、柿、葡萄、红松	莴苣、芜菁、菜豆、韭菜、天南星、荞麦、唐菖蒲、李	番茄、大豆、芝麻、蔷薇、草莓、樱、枫、茄子
PAN	杜鹃、秋海棠、菊花、玉米、棉花、黄瓜、玉葱、甘蓝	苜蓿、大麦、胡萝卜、大豆、菠菜、烟草、小麦	牵牛花、菜豆、甜菜、大理花、莴苣、番茄、燕麦
氟化物	丝瓜、棉花、小麦、番茄、油菜、桧柏、侧柏、胡颓子、木槿、木麻黄、柳、山楂	花生、大豆、西瓜、大麦、柑橘、桂花、甜橙、天竺葵、油菜、山茶、水杉、台湾相思	唐菖蒲、葡萄、芒果、玉簪、杏、梅、玉米、烟草、芝麻
Cl_2	茭白、豇豆、慈姑、早熟禾、银杏、枣、桑、丁香、侧柏、木槿、蒲葵、枇杷、无花果	甘薯、水稻、棉花、西瓜、马铃薯、茄子、辣椒、女贞、板栗、月季、石栗、阴香	白菜、菠菜、韭菜、葱、番茄、菜豆、冬瓜、向日葵、大麦、水杉、枫杨、木棉、樟子松、紫椴、赤杨

(引自李合生，2002)

2　培育抗污染能力强的新品种

采用组织培养、基因工程等新技术筛选抗污染的突变体，培育抗污染新品种。

3　抗性锻炼

用较低浓度的污染物预先处理种子或幼苗，其抗性会有一定程度的提高。

4　改善土壤营养条件

改善土壤营养条件，创造适于植物生长的 pH 环境，可提高植物的生活力，使植物抗污染能

力增强。在贫瘠的土壤中施用氮肥,可以提高植物的抗性,施用硝酸盐比施用铵盐抗二氧化硫的效果好。

5. 应用生理活性物质

用维生素和植物生长调节剂处理植物,可提高细胞内保护酶类的活性,减轻污染物对植物的危害。如 IAA 和维生素 C 等对提高植物对 O_3 的抗性有一定作用,维生素 E 对 SO_2 伤害有一定的保护作用。

第八节 渗透调节与交叉适应

多种逆境都会直接或间接地对植物产生水分胁迫,植物体内会积累各种有机和无机物质,使细胞液浓度提高,渗透势降低,从而使植物保持其体内水分,适应水分胁迫环境。这种由于提高细胞液浓度、降低渗透势而表现出的调节作用称为渗透调节。一般在逆境胁迫下渗透调节能力强的植物,抵抗逆境的能力也强。

渗透调节可以维持细胞膨压基本不变,使细胞生理活动基本正常进行,保持细胞持续生长;维持气孔开放,以减少光合作用的气孔限制。此外,还可维持生物膜的稳定性和某些酶的活性等。渗透调节物质大多具备如下特性:相对分子质量小,容易溶解;在生理 pH 范围内不带静电荷,能为细胞膜所保持;能使酶构象稳定而不至于溶解;生物合成迅速,并能累积到调节渗透势的作用量。渗透调节的关键是渗透调节物质的主动积累。渗透调节物质可分为两大类:一类是植物从外界吸收的无机离子,如 K^+,Cl^-,Na^+,Ca^{2+},Mg^{2+} 和 NO_3^- 等;另一类是细胞主动合成的有机溶质,如可溶性糖、脯氨酸和甜菜碱等。

另外,植物在经历了一种逆境后,能提高对另一种逆境的抵抗能力,这种对不良环境间的相互适应作用,称为交叉适应。如低温、高温等逆境能刺激提高植物对水分胁迫的抗性,缺水、盐渍等预处理可提高植物对低温和缺氧的抗性,低温锻炼和轻度干旱可增强某些植物的抗冻性等。这些交叉适应现象,主要体现为 ABA 增加,渗透调节物质积累和生物膜发生适应性变化。

小 结

逆境是指对植物生存和生长发育不利的各种环境因素的总称。许多逆境会造成植物细胞水分亏缺,使膜系统遭到破坏,并进一步影响到光合、呼吸等代谢过程。植物对逆境的适应主要有避逆性和耐逆性等方式。

低温对植物的危害可分为冻害和冷害两种情况。冻害常引起细胞间结冰甚至细胞内结冰,从而使细胞因脱水而受害。冷害则使膜系统受损,原生质流动减慢,从而引起植物的代谢失调。

热害则引起蛋白质变性和生物膜液化,并进而引起饥饿、毒害、代谢中间物和蛋白质合成受抑等危害。

旱害是指土壤水分缺乏或者大气相对湿度过低而对植物造成的伤害。旱害分为土壤干旱和大气干旱。干旱使细胞过度脱水,细胞膜遭到破坏,正常生理生化代谢受阻,细胞受到机械性损伤,光合作用下降,氧化磷酸化解偶联。

广义的涝害有湿害和涝害两层含义。涝害引起的伤害并不在于水分本身,而是水涝缺氧后引发的次生胁迫对植物的危害。

盐害对植物的主要危害是渗透胁迫、离子失调及引起生理代谢紊乱,植物适应盐胁迫的机制有避盐(泌盐、拒盐、稀盐)和耐盐两种方式。

环境污染一般可分为大气污染、水污染和土壤污染等,大气污染以 SO_2、光化学烟雾和氟化物的危害为主,引起水污染的有金属污染物和有机污染物,其中,酚、氰、汞、铬和砷通常合称为环境污染的五毒。土壤污染则主要来自水污染和大气污染。

植物的抗性既受系统发生的遗传基因所控制,又受个体发育中生理、生态因素所制约。提高作物抗性的措施,包括培育抗性品种、抗性锻炼、化学药剂处理和合理施肥等。

在逆境条件下,植物细胞中会积累一些离子或脯氨酸等小分子有机物质,有利于植物保持体内水分。植物在经历了一种逆境后,能提高对另一种逆境的抵抗能力,这种对不良环境间的相互适应作用,称为交叉适应。

重要概念

胁迫　胁变　抗逆性　避逆性　耐逆性　渗透调节　交叉适应性　避盐　耐盐　盐生植物　甜土植物　冻害　冷害　喜冷植物　中生植物　喜温植物　温度补偿点

复习思考题

1. 逆境胁迫对植物代谢有哪些影响?
2. 植物的抗性有哪几种方式?
3. 什么叫植物的交叉适应?
4. 试列举几种渗透调节物质,它们有哪些共同特点?
5. 试述干旱的类型及对植物的伤害。如何提高植物的抗旱性?
6. 简述涝害对植物的伤害及抗涝植株的特征。
7. 试述植物抗盐方式及提高抗盐性的途径。
8. 主要大气污染物和水体污染物包括哪些种类?它们对植物有哪些危害?

主要参考文献

1. 李合生. 现代植物生理学. 北京:高等教育出版社,2002
2. 王忠. 植物生理学. 北京:中国农业出版社,2000
3. 李德全. 植物生理学. 北京:中国农业科学技术出版社,2004
4. 潘瑞炽. 植物生理学. 第4版. 北京:高等教育出版社,2001
5. 陈润政. 生理生理学. 广州:中山大学出版社,1998
6. 茼辉民. 植物生理学. 北京:北京农业大学出版社,1994
7. 曹仪植. 植物生理学. 兰州:兰州大学出版社,1998
8. 赵可夫. 作物抗性生理. 北京:中国农业出版社,1990
9. 刘祖祺. 植物抗性生理学. 北京:中国农业出版社,1994
10. 肖甫. 植物生理学. 北京:学术期刊出版社,1989